

// Proceedings of the International
Congress of Entomology

This book has been DIGITIZED
and is available ONLINE.



LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY
OF ILLINOIS

595.7

In8

1960

v. 1

BIOLOGY

OAK ST LUCE

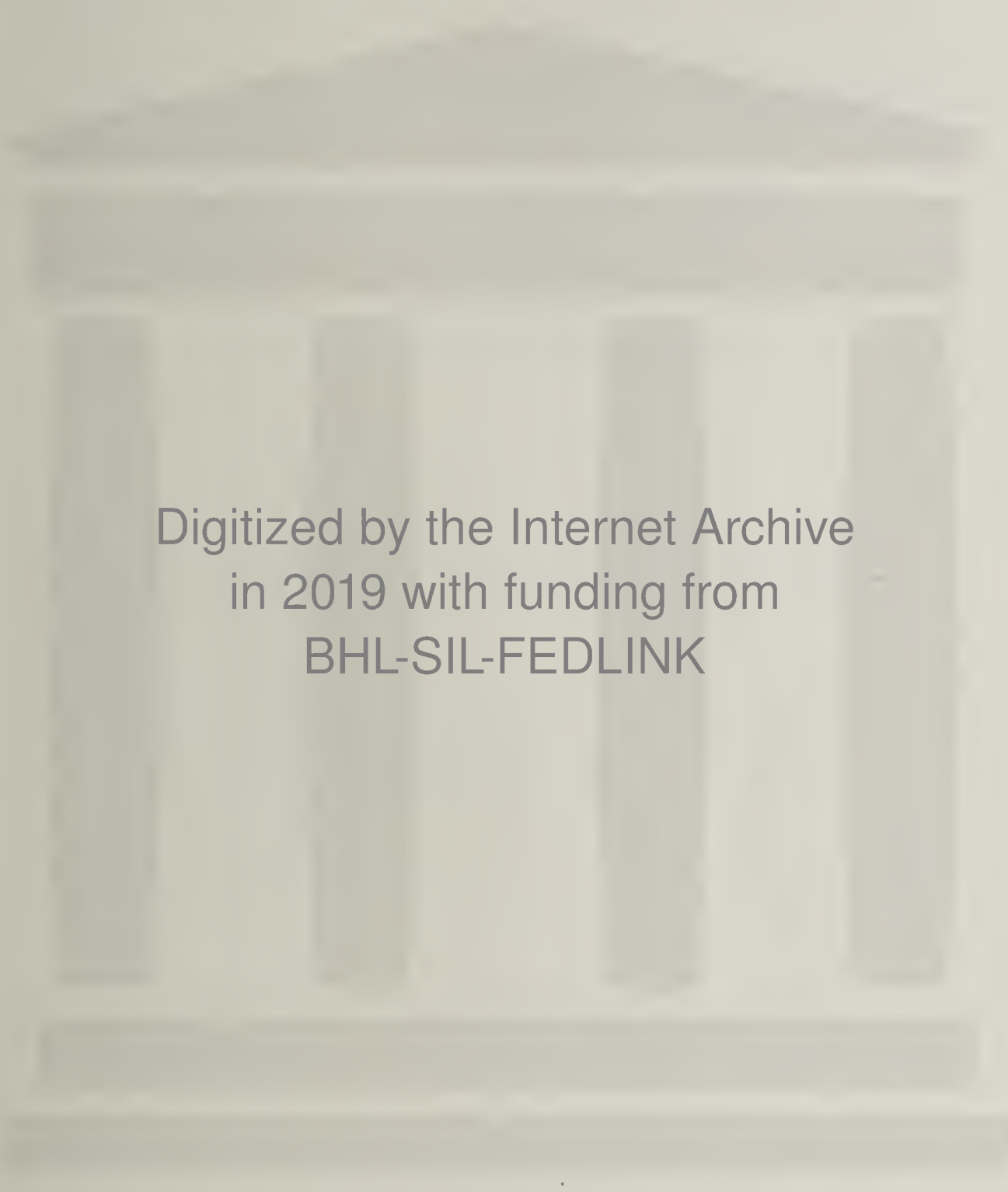
Proc of the International
Congress of Entomology

Return this book on or before the
Latest Date stamped below.

Theft, mutilation, and underlining of books
are reasons for disciplinary action and may
result in dismissal from the University.

University of Illinois Library

OCT 5 1965	~~NOV 0 1965~~
NOV 12 1965	~~DEC 2 1976~~
NOV 18 1965	JUN 06 1980
NOV 12 1965	NOV 10 2008
JAN 20 1966	
MAR 22 1967	
JAN 2 1969	
AUG - 4 1970	
OCT 14 1971	
MAR 20 1973	
~~FEB 22 1976~~	



Digitized by the Internet Archive
in 2019 with funding from
BHL-SIL-FEDLINK

<https://archive.org/details/proceedingsinter1119inte>

118
960
1

118

R 10 1964

XI. Internationaler Kongreß für Entomologie

Wien, 17. bis 25. August 1960

VERHANDLUNGEN

Band I
(Sektion I bis VI)



BIOLOGY LIBRARY,
101 BURRILL HALL

XI. Internationaler Kongreß für Entomologie

Wien, 17. bis 25. August 1960

VERHANDLUNGEN

Band I

(Sektion I bis VI)

Herausgeber: Organisationskomitee des XI. Internationalen Kongresses für
Entomologie, Wien 1960

Schriftleitung: Prof. Dr. Hans Strouhal und Prof. Dr. Max Beier, beide
Naturhistorisches Museum, Wien I, Burgring 7

Inhalt von Band I

Einleitung	III
Organisation	V
Mitgliederverzeichnis	VII
Einführungsvortrag des Präsidenten.....	XXXIX
Vorträge der	
Sektion I. Systematik und Paläontologie, Allgemeines	1
Sektion Ia. Hemimetabola	20
Sektion Ib. Coleoptera.....	71
Sektion Ic. Lepidoptera	121
Sektion Id. Diptera	153
Sektion Ie. Hymenoptera	221
Sektion If. Arachnoidea	258
Sektion Ig. Paläontologie	292
Sektion II. Morphologie, Anatomie und Entwicklungsgeschichte	319
Sektion III. Genetik und Cytologie	415
Sektion IV. Geographische Verbreitung und Faunistik	438
Sektion V. Verhalten und soziale Insekten	579
Sektion VI. Physiologie und experimentelle Ökologie	626
Index zu Band I	797

Einleitung

Auf Grund eines Beschlusses des X. Internationalen Kongresses für Entomologie in Montreal, Canada, wurde der XI. Internationale Kongress für Entomologie in Wien vom 17. bis 25. August 1960 abgehalten. Seine Mitgliederzahl betrug 1670. Hiervon waren 1190 Vollmitglieder und 480 Anschlußmitglieder. Es waren 49 Staaten vertreten.

Die Vorbereitung des Kongresses wurde vom Bundesministerium für Land- und Forstwirtschaft, vom Bundesministerium für Unterricht, vom Bundesministerium für soziale Verwaltung, vom Bundesministerium für Handel und Wiederaufbau, von den Landesregierungen von Niederösterreich, Tirol, Kärnten und Vorarlberg, vom Magistrat der Stadt Wien sowie vom International Council of Scientific Unies finanziell unterstützt, wofür den genannten Stellen auch hier gedankt sei.

Während des Kongresses wurden in 14 Sektionen, die teilweise untergegliedert waren, und in 17 Symposien fast 700 Vorträge gehalten. Diese werden in drei Bänden der „Verhandlungen“ publiziert, wobei die Sektionen 1 bis 6 im Band I, die Sektionen 7 bis 14 im Band II und die Symposien im Band III erscheinen. Die insgesamt 50 Vorträge der Symposien 3 (Chemie der Insekten) und 4 (Chemische Verteidigungsmechanismen der Arthropoden) sind als Sonderheft des Bandes III der „Verhandlungen“ mit Unterstützung der italienischen Regierung bereits im Istituto di Entomologia Agraria der Universität Pavia erschienen. Eine weitere Publikation des Kongresses war der 191 Seiten starke „Exkursionsführer“.

In der Schlußsitzung gab das Sekretariat des Ständigen Komitees folgendes bekannt:

1. Prof. Chester Bradly has expressed his wish to resign. The Permanent Committee has reluctantly accepted his resignation and has chosen Curtis W. Sabrosky, Washington D. C., U.S.A. to succeed him. The term of office of dr. H. S. Pruthi has come to an end and according to the regulations he cannot be reelected. The Committee has asked dr. Rajindar Pal, Delhi, India, to take his place.

2. The Permanent Committee proposes to the meeting to elect two new honorary members of the Congresses:

Prof. dr. P. P. Grassé, Paris, well known for his work on termites and also as editor of the *Traité de Zoologie*.

Prof. dr. E. M. Hering, Berlin, secretary of the VII Congress in Berlin in 1938, specialist particularly on Agromyzidae and famous also for his work on leaf-miners.

3. One resolution has been brought to the notice of the Permanent Committee. The Permanent Committee fully endorses the resolution and hopes the Congress will do the same.

Resolutionsantrag der Sektion für Systematik und Paläontologie auf dem Internationalen Entomologen-Kongreß

Es besteht eine wachsende Schwierigkeit der Übersicht über viele und oft ökonomisch wichtige Insektengruppen. Als deren Folge werden die Schwierigkeiten der richtigen und schnellen Bearbeitung neuer Erkenntnisse der Systematik, besonders auch im Zusammenhang mit der Ökologie, ständig größer.

Der Kongreß sieht eine wesentliche Besserung dieser Situation in einer nachhaltigen Förderung der Herausgabe von geeigneten Übersichtskatalogen von Teil-

gruppen der Insekten auf lokaler, regionaler oder weltweiter Grundlage sowie in einer möglichst raschen Weiterführung bereits begonnener, aber wegen oftmals wirtschaftlicher Schwierigkeiten nicht beendeter Katalogfolgen.

Der Kongreß lenkt die Aufmerksamkeit der zuständigen Institutionen in der Welt auf dieses Ziel und empfiehlt, daß die internationale Zusammenarbeit auf diesem Gebiet so weit als möglich gefördert wird.

Résolution de la section de systématique et de Paläontologie présentée au Congrès international

La difficulté devient de plus en plus grande de conserver un aperçu général sur de nombreux groupes d'insectes souvent très importants au point de vue économique. Il en résulte de grandes difficultés pour arriver à une connaissance rapide et exacte de la systématique, spécialement en rapport avec l'écologie.

Le congrès n'entre voit une sérieuse amélioration de cette situation que par la publication de catalogues généraux de divers groupes d'insectes, sur un plan local, régional ou mondial, ainsi que par la possibilité de poursuivre rapidement les catalogues qui ont déjà été commencés, mais n'ont pas pu être terminés en raison de difficultés économiques.

Le Congrès attire l'attention des Institutions appropriées dans le monde entier sur les buts à atteindre pour résoudre ces problèmes et recommande dans ce domaine une coopération internationale, autant qu'il sera possible de la réaliser.

Resolution of the Section for Systematics and Paleontology of the International Congress of Entomology

There is a growing difficulty in obtaining an overall view of many insect groups, including often those of economic importance. As a result it is becoming more and more difficult to incorporate new systematic knowledge, especially that relating to ecology.

The Congress would like to envisage a substantial improvement in this situation, through the encouragement of the publication of appropriate comprehensive catalogues of the various groups of insects, treated on a local, regional or world-wide basis. Also it feels that one should encourage the rapid completion of catalogues now under way, but delayed as a result of inadequate support.

The Congress wishes to direct the attention of the interested Institutions in the world to this goal, and recommends that efforts of international cooperation to this end be supported as much as possible.

4. Only one invitation for the next Congress has been received. It is from the Royal Entomological Society at London to meet in London in 1964. The Permanent Committee is very grateful for this invitation and proposes that the Congress accepts it.

Der Antrag auf Ernennung von Prof. Dr. P. P. Grassé und Prof. Dr. E. M. Hering zu Ehrenmitgliedern, der oben zitierte Resolutionsentwurf und die von Prof. B. P. Uvarov überbrachte Einladung der Royal Society of Entomology, den XII. Internationalen Kongreß für Entomologie im Jahre 1964 in London abzuhalten, wurden in der Schlußsitzung einstimmig angenommen.

M. Beier
Generalsekretär

Organisation

Ehrendenschutz

Der Minister für Land- und Forstwirtschaft, Dipl.-Ing. Eduard HARTMANN
Der Minister für Unterricht, Dr. Heinrich DRIMMEL
Der Bürgermeister der Stadt Wien, Franz JONAS
Der Rektor der Universität, Prof. Dr. Tassilo ANTOINE
Der Rektor der Hochschule für Bodenkultur, Prof. Dr. Dipl.-Ing. Karl REHRL

Ständiges Komitee der Internationalen Kongresse für Entomologie

Mr. N. D. RILEY (England), Präsident	
Dr. D. J. KUENEN (Holland), Sekretär	
Prof. J. Chester BRADLEY (USA)	Dr. R. JEANNEL (Frankreich)
Dr. J. GHESQUIÈRE (Frankreich)	Dr. W. R. THOMPSON (Canada)
Prof. Dr. E. HANDSCHIN (Schweiz)	S. L. TUXEN (Dänemark)
Prof. Dr. E. M. HERING (Deutschland)	Dr. R. L. USINGER (USA)
Dr. T. J. NAUDÉ (Südafrikanische Union)	Prof. Dr. Karl E. SCHEDL (Österreich)
Dr. HEM SINGH PRUTHI (Indien)	Dr. Athos GOIDANICH (Italien)
Prof. Dr. M. S. GHILAROV (USSR)	Dr. J. v. EVANS (Australien)
Prof. Dr. Nobumasa YAGI (Japan)	Dr. J. C. M. CARVALHO (Brasilien)

Organisationskomitee

Präsident: Prof. Dr. Karl E. SCHEDL
Vizepräsident: Dr. Karl HOLDHAUS
Generalsekretär: Prof. Dr. Max BEIER
II. Sekretär: Prof. Dr. Fritz SCHREMMER
Kassenführer: Hans REISSER
Veranstalter der Vorträge: Prof. Dr. Wilhelm KÜHNELT
Registratur: Dr. Erich KRITSCHER
Damenprogramm: Frau Irmgard BEIER, Frau Elisabeth St. QUENTIN
Exkursionsführer: Prof. Dr. Herbert FRANZ
Redaktion der Verhandlungen: Prof. Dr. Hans STROUHAL, Prof. Dr. Max BEIER

Leiter der Sektionen

Sektion 1. Systematik und Paläontologie: Prof. Dr. Max BEIER, Dr. R. SCHÖNMANN
1a. Hemimetabola: Dr. D. St. QUENTIN, Dr. R. EBNER
1b. Coleoptera: J. BREIT, Dr. F. JANCZYK
1c. Lepidoptera: H. REISSER, Dr. F. KASY
1d. Diptera: Dr. G. MORGE
1e. Hymenoptera: Dr. M. FISCHER
1f. Arachnoidea: Dr. E. KRITSCHER
1g. Paläontologie: Prof. Dr. F. E. ZEUNER
Sektion 2. Morphologie, Anatomie und Entwicklungsgeschichte: Dr. F. GOUIN,
Prof. Dr. A. STRENGER
Sektion 3. Genetik und Cytologie: Prof. Dr. F. MAINX, Dr. O. PAGET
Sektion 4. Geographische Verbreitung und Faunistik: Prof. Dr. H. FRANZ, Prof.
Dr. H. JANETSCHKE

Sektion 5. Verhalten und Soziale Insekten: Prof. Dr. F. KNOLL, Prof. Dr. F. SCHREMMER

Sektion 6. Physiologie und experimentelle Ökologie: Prof. Dr. W. KÜHNELT

Sektion 7. Landwirtschaftliche Entomologie: Dr. O. SCHREIER

Sektion 8. Forstliche Entomologie: Prof. Dr. K. E. SCHEDL

Sektion 9. Vorratsschädlinge: Dr. W. FABER

9a. Holzinsekten — Holzschutz: Prof. Dr. A. KURIR

Sektion 10. Medizinische und veterinärmedizinische Entomologie: Dr. F. ZUMPT, Dr. A. KALTENBACH

Sektion 11. Bienenkunde: Doz. Dr. F. RUTTNER

Sektion 12. Bekämpfungsmittel und -verfahren: Doz. Dr. F. BERAN

Sektion 13. Biologische Schädlingsbekämpfung: Dr. L. FULMEK

13a. Insektparasiten und Räuber: Dr. L. FULMEK

13b. Insektenviren: Dr. L. OSSOWSKI †, Doz. Dr. E. JAHN

13c. Andere pathogene Organismen: Dr. J. WEISER

Sektion 14. Naturschutz: Dr. H. SCHWEIGER

Leiter der Symposien

Symposium 1. Insekten-Akustik: Dr. P. T. HASKELL

Symposium 2. Long-Range Displacements and Migration of Flying Insects: Prof. Dr. B. P. UVAROV

Symposium 3. Chemie der Insekten: Prof. Dr. M. PAVAN

Symposium 4. Chemische Verteidigungsmechanismen bei Arthropoden: Prof. Dr. Th. EISNER

Symposium 5. Host-seeking Behaviour of Mosquitoes: Dr. J. J. LAARMAN

Symposium 6. Transmission of Disease by Ticks and other Acarina: J. A. REID

Symposium 7. Arthropods in Relation to Bloodparasites, especially those of Wild Animals: Prof. Dr. A. M. FALLIS

Symposium 8. The economic Status of Pests: A. H. STRICKLAND

Symposium 9. Bodenarthropoden: Prof. Dr. W. KÜHNELT, Prof. Dr. H. FRANZ

Symposium 10. Insektenleben in der Großstadt (Großstadtbilogie): Prof. Dr. H. WEIDNER, Dr. H. SCHWEIGER

Symposium 11. Insecticide Resistance: Dr. J. R. BUSVINE

Symposium 12. Ephemeroptera: Prof. Dr. G. PLESKOT

Symposium 13. Plecoptera: Dr. J. ILLIES

Symposium 14. Odonata: Dr. D. St. QUENTIN

Symposium 15. Taxonomie der entomophagen Insekten: Prof. Dr. Ch. FERRIÈRE

Symposium 16. Angewandte Acarologie: Prof. Dr. G. DOSSE

Symposium 17. Grundfragen der Systematik und Nomenklatur: Prof. Dr. E. MARTINI †

Ehrenmitglieder

Prof. J. Chester BRADLEY, Ithaca (USA)

Dr. A. M. DA COSTA LIMA, Rio de Janeiro (Brasilien)

Dr. Karl HOLDHAUS, Wien (Österreich)

Dr. R. JEANNEL, Paris (Frankreich)

Prof. O. A. JOHANNSEN, Ithaca (USA)

Prof. S. M. MATSUMURA, Sapporo (Japan)

Prof. Dr. P. P. GRASSÉ, Paris (Frankreich)

Prof. Dr. E. M. HERING, Berlin (Deutschland)

Mitgliederverzeichnis

Die mit einem * gekennzeichneten Mitglieder nahmen am Kongreß als Delegierte teil

- *Ábrahám Ambrosius, Prof. Dr., Zoologisches Institut d. Universität Szeged, Táncsics Mihály u. 2, Ungarn
- Academie Bulgare Sciences, 7. November Straße 1, Sofia, Bulgarien
- *Acker Thomas S., Dr., West Baden College, West Baden, Indiana, USA
- *Adkisson Perry L., Dr., Dept. of Entomology, Texas A.M. College, College Station, Texas, USA
- Adolphi Heinrich, Dr., Limburgerhof/Pfalz, Kalmitweg 11, Deutschland
- Aerts Florimond, Mr., Lab. voor Biochemie, Casinoplein 11, Gent, Belgien
- Afaf Mohamed Hilmy, Mrs., Alexandria, Egypt (dzt. Wien V, Hamburger Straße 12)
- Agenjo César, Dr., mit Frau, Hurtado 10, Barcelona (6), Spanien
- Agenjo Ramon, Dr., Inst. Español de Entomologia Hypódromo, Madrid, Spanien
- *Aitkenhead Paul, Mr., Plant Pathology Lab. Hatching Green, Harpenden, Herts, England
- Al Azaal F. Abdullah, Dr., Bagdad, Irak
- Alberti Burchard, Dr., Zoologisches Museum, Invalidenstraße 43, Berlin N 4, Deutschland
- *Albrecht Frédéric O., Dr., Lab. d'évolution des êtres organisés, 105 Boulevard Raspail, Paris 6^e, France
- Alexander Lorraine K., Mrs., Ann Arbor, Michigan, USA
- *Alexander Richard D., Dr., Insect Division Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan, USA
- *Alimdzanov R. A., Prof. Dr., Uzbekistan Academy of Science, Tashkent, UdSSR
- *Alkan Bekir, Prof. Dr., Ankara Univ., Ziraat fakültesi Bitki, Karuma Kürsüsü, Ankara, Türkei
- Allen Richard K., Dr., Division of Biology Univ. of Utah, Salt Lake City, Utah, USA
- Amsel Hans Georg, Dr., Landessammlungen f. Naturkunde, Erbprinzenstraße 13, Karlsruhe, Deutschland
- *Anastos George, Prof., Dept. of Zoology Univ. of Maryland, College Park, Maryland, USA
- An der Lahn Hannes, Doz. Dr., Zoologisches Inst., Universitätsstraße 4, Innsbruck, Tirol, Österreich
- Andersen Karl, Prof. Dr., Biol. Inst. Phil. theol. Hochschule, Freising bei München, Deutschland
- *Anderson Norman H., Mr., Silwood Park, Sunninghill, Ascot, Berks, England
- *Anderson William H., Dr., Research Entomology Division, US Dept. Agric., Washington D. C., USA
- *Andreev K., Dr., Swenigorodskoje Chaussee 5, Inst. f. Veterinärmedizin, Moskau D-22, UdSSR
- *Andres Lloyd A., Mr., c/o American Embassy Agriculture, Roma, Italia
- *Angalet George V., Mr., European Parasite Lab., 20 bis Rue Sadi Carnot, Nanterre, Seine, France
- Ankersmit Gerrit Willem, Dr., Lab. voor Entomologie, Gent, Foulkesweg 37, Wageningen, Holland
- Arbeitsgemeinschaft d. Österr. Entomologen, Wien XVI, Ludo-Hartmann-Platz, Österreich
- *Arčanin Blanca, Ing., Institute for Plant Protection, Zagreb, Kačićeva 9, Jugoslawien
- Ardley John Henry, Mr., Bubia Agricultural Station, Lae, New Guinea, Territory of Papua and New Guinea
- Ardley Kitty, Mrs., Lae, New Guinea
- Arlt Emil, Fa., Wien XII, Premlechnergasse 28
- Armstrong Alexander, Mr., Box 3024 Arusha, Tanganyika, East Africa
- *Arnason Arni Pall, Dr., Research Branch, Dept. of Agriculture, Exp. Farm, Ottawa, Canada
- *Arnoldi Lew, Prof. Dr., Zoological Inst. of Academy of Science, Leningrad W-164, UdSSR
- Asahina Syoziro, Dr., Totuska, III-123, Shijuku-ku, Tokyo, Japan
- *Ascher Kurt R. S., Mr., Lab. of Toxicology, Agricultural Research Station, Beit-Dagan, Israel
- Aubert Jacques F., Dr., Lab. d'Evolution, 105 Bd. Raspail, Paris 6^e, France
- *Auclair Jacques Lucien, Dr., Research Lab., C. P. 457, St. Jean, Qué., Canada
- Auclair Suzanne, Mrs., St. Jean, Qué., Canada
- Avidov Elisheva, Mrs., Rehovot, Israel
- Avidov Zvi, Prof. Dr., Faculty of Agricultural, Hebrew University, Rehovot, Israel

- Ayoutantis A., Dr., Saranda Ekkliision 35, Nea Smyrni-Athen, Griechenland
 Azevedo e Silva Francisco, Mr., Rua 2, Bairro Serzedelo, M O-2^e D Ia Lisboa, Portugal
- Babiy Paul Peter, Dr., Salzburg-Parsch, Rettenpacherstraße 17, Österreich
- *Baccetti Baccio, Prof. Dr., Stazione di Entomologia agraria, Via Romana 17, Firenze, Italia
 Baccetti Luciana, Mrs., Firenze, Italia
- Bachmaier Franz, cand. rer. nat., München 19, Menzingerstraße 67, Deutschland
 Bachmann Fritz, Dr., CIBA A. G., Pflanzenschutzabteilung, Basel, Schweiz
- Baeta-Neves Ana Maria, Mrs., Lisboa, Portugal
- *Baeta-Neves Carlos M., Prof., Largo de Santos Nr. 3, 3^o, Lisboa, Portugal
- Bährmann Rudolf, Dipl.-Biol., Tälermühle, Kreis Stadtroda, Deutschland
- Baker Donald Burton, Mr., 17, Northfield Road, Chilwell, Beeston, Notts., England
- *Baker John Michael, Mr., The Cooper Technical Bureau, Berkhamsted, England
 Baker M. W., Mrs., Chilwell, Beeston, Notts., England
 Baker Whiteford Lee, Mr., Division of Forest Insect Research, US Forest Service, Washington, D. C., USA
- Baker W. L., Mrs., Washington, D. C., USA
- *Bakke Alf, Mr., Norwegian Forest Research Inst., Vollebekk, Norwegen
 Bakke Sylvia, Mrs., Vollebekk, Norwegen
- Bakkendorf Osvald, Mr., Bogtrykkervej 26, Copenhagen, Dänemark
- Bakker Kornelis, Mr., Zoologisch Lab., Kaiserstraat 63, Leiden, Holland
 Bakker M. A., Mrs., Leiden, Holland
- *Balachowsky Alfred Serge, Prof., Inst. Pasteur, 25 Rue Dr. Roux, Paris-15, France
 Balachowsky, Mrs., Paris, France
- Baldwin Joyce K. L., Mrs., Chalk River, Ontario, Canada
- *Baldwin William Fred., Dr., Atomic Energy of Canada Limited, Chalk River, Ontario, Canada
- Balfour-Browne John, Mr., British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Road, London SW 7, England
 Balfour-Browne, Mrs., London, England
- Balogh János, Dr., Zoosystematisches Inst., Budapest VIII, Puskin u. 3, Ungarn
- *Baltensweiler Werner, Dr., Eigenheimstraße 22, Küsnacht (Zürich), Schweiz
 Baltensweiler, Mrs., Küsnacht, Schweiz
- *Balthasar Vladimír, RNDr. PHDr., Praha 2, Lublaňská 17, ČSR
- Barabyovits Francis, Dr., Plant Protection LTD., Imperial Chemical Industries Jealott's Hill Research Station, Bracknell, Berkshire, England
- *Barbier Michel, Dr., Inst. de Biologie Physico-Chimique, Rue P. Curie, Paris, France
- Bardner Richard, Mr., Rothamsted Exp. Station, Harpenden, Herts, England
- Barjac de Huguette H., Miss, Inst. Pasteur, 25 Rue du Dr. Roux, Paris-15, Frankreich
- Barlow C. A., Dr., 16 Raleigh St., Chatham, Ont., Canada
 Barlow, Mrs., Chatham, Ont., Canada
- *Barnett Herbert Ch., Dr., Walter Reed Army Inst. of Research, Dept. of Entomology, Washington 12, D. C., USA
 Barnett Lisa M., Mrs., Washington 12, D. C., USA
- Barnley Audrey D., Mrs., Kampala, Uganda, B. E. A.
- *Barnley George Ridley, Mr., Senior Entom., P. O. Box 1661, Kampala, Uganda, B. E. A.
- *Bar-Zeev Micha, Dr., Israel Inst. for Biological Research, P. O. B. 19 Ness-Ziona, Israel
- Basden Eric Bernard, Mr., Inst. of Animal Genetics, West Mains Road, Edinburgh 9, Schottland
- *Basilewsky Pierre, Dr., Musée Royal du Congo Belge, Tervuren, Belgien
 Bast Reinhold, Mr., BRD
- *Batiashwili J., Prof. Dr., Grusinisches Inst. f. Landwirtschaft, Universitätsstraße 33, Tbilissi, Tschavtschavadse-Allee 33, Georgien, UdSSR
- Bayer Erwin, Dr., Österreichische Stickstoffwerke A. G., Linz/Donau, St. Peter 224, Österreich
- Bealer Peter, Mr., London, England
- Beard Raimon L., Dr., Connecticut Agricultural Exp. Station, P. O. Box 1106, New Haven 4, Conn., USA
 Beard R. L., Mrs., New Haven 4, Conn., USA
- Becker Erna, Mrs., Neusiedl/Zaya, Niederösterreich
- *Becker Günther, O.-RegR., Berlin-Dahlem, Herrfurtherstraße 14, Deutschland
 Becker Helmut, Dr., Ö. M. V.-Förderbetrieb, Neusiedl/Zaya, Niederösterreich
- *Becker-Migdisova Elena, Mrs., Moskau W-71, Leninsky Prospekt 33, Palaeontologisches Inst. Ak. d. Wiss., UdSSR
- *Bedečević Marija, Ing., Inst. for Plant Protection, Zagreb, Kačićeva 9, Jugoslawien
- Beer Robert E., Prof., Dept. of Entomology of the University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA

- *Beesley William Noel, Mr., Central Veterinary Lab. (Ministry of Agriculture) New Haw,
Weybridge, Surrey, England
- Beier Irmgard, Mrs., Wien, Österreich
- Beier Max, Prof. Dr., Naturhistorisches Museum, Wien I, Burgring 7, Österreich
- Beirne Anne, Mrs., Belleville, Ontario, Canada
- *Beirne Bryan Patrick, Dr., Box 367, Belleville, Ontario, Canada
- Beirne E., Mrs., Belleville, Ontario, Canada
- Beirne Patrick, Mr., Belleville, Ontario, Canada
- Beltermann Theo, Mr., Jordenstraat 25, Haarlem, Holland
- Benassy C., Dr., Station de Zoologie Agricole et de Lutte Biologique, Antibes (A.-M.),
Frankreich
- *Benedict Warren V., Mr., 5311 Sangamore Road, Washington 16, D. C., USA
- Benick Georg, Dr., Lübeck, Wakenitzstraße 69, Deutschland
- Bennett F. D., Mr., Commonwealth Inst. for Biological Control, c/o Imperial College of
Tropical Agriculture, St. Augustine, Trinidad, West-India
- *Beran Ferdinand, Dr., Dipl.-Ing., Wien II, Trunnerstraße 5, Österreich
- *Berg Clifford O., Prof. Dr., Dept. of Entomology, Cornell University, Ithaca, N. Y., USA
- *Berg Wilhelm, Dr., Ingelheim/Rhein, Deutschland
- Bergerard Joseph, Prof., Lab. de Zoologie, Faculté des Sciences, 1 Rue Victor Cousin, Paris V^e,
Frankreich
- Bernardi Georges, Dr., Lab. d'Entomologie du Musée National, 45 bis Rue de Buffon, Paris,
Frankreich
- Bernfus Erich, Dr., Wien XIX, Sieveringer Straße 25, Österreich
- Berthet Paul L. F., Mr., Inst. de Zoologie, 71 Rue de Namur, Louvain, Belgien
- *Bertram Douglas S., Prof., Dept. of Entomology, London School of Hygiene and Tropical
Medicine, Gavers Street, London W. 1, England
- *Bess Henry Alver, Prof. Dr., University of Hawaii, Honolulu, Hawaii
- Besuchet Claude, Dr., Musée d'Histoire naturelle, Genève, Schweiz
- Besuchet Françoise, Mrs., Genève, Schweiz
- Bessard André, Mr., Station Centrale de Zoologie Agricole, C/N. R. A. Route de St.-Cyr, Ver-
sailles, France
- Betrem Johan, Dr., Duym v. Twiststr. 2, Deventer, Holland
- Bettini Sergio, Dr., Istituto Superiore di Sanità, Viale Regina Margherita 299, Roma, Italia
- *Bevan Dermot, Mr., Forestry Commission Res. Stn., Alice Lodge, Wrecclesham, Farnham,
Surrey, England
- Bevan D., Mrs., Farnham, Surrey, England
- *Bey-Bienko Grigory J., Prof. Dr., Leningrad W-164, Zoological Inst., Academy of Sciences,
UdSSR
- *Bhatnagar Rameshwar D. S., Dr., Dept. of Zoology, Panjab University, Chandigarh 3, India
- *Bickley William E., Dr., American Mos. Control Association, Inc., Dept. of Entomology,
University of Maryland, College Park, Maryland, USA
- *Biegel Wolfgang, Dr., Ingelheim/Rhein, Deutschland
- *Bielewicz Marian, Mgr., Bytom, Pl. Thaelmanna 2, Polen
- *Bieri Roland, Dr., Dübendorf-Zürich, Nelkenstraße 6, Schweiz
- Billiotti E., Direc., Station de Zoologie agricole et du Lutte Biologique, Antibes (A.-M.),
France
- Biraben Max, Dr., Buenos Aires, Argentinien
- *Birket-Smith, S. Jørgen R., Dr., Nigerian College A. S-T. Ibadan, Nigeria
- Birket-Smith, Signe, Mrs., Ibadan, Nigeria
- Bjerring Johs., Kons., Adense, Dänemark
- *Bletchly John Digby, Mr., Forest Products Research Lab., Princes Risborough, Bucks., England
- Bletchly L. F. P., Mrs., Princes Risborough, Bucks., England
- Błeszyński Stanisław, Dr., Zool. Instytut PAN, Ślaskowska 17, Krakov, Polen
- *Blickle R. L., Prof., Nesmith Hall, Durham, New Hampshire, USA
- *Blum Murray, Prof. Dr., Dept. of Entomology, Louisiana State Univ. Baton Rouge, Louisiana,
USA
- *Bodenstein Günther, Dr., Ingelheim/Rhein, c/o. C. H. Boehringer Sohn, Deutschland
- Boelens Wilhelmus C., Mr., Paul Krügerstraat 48, Hengelo, Holland
- *Boettger Caesar Rudolph, Prof. Dr., Braunschweig, Zoologisches Institut, Pockelstraße 10 a,
Deutschland
- Boettger Ruth, Mrs., Braunschweig, Deutschland
- Bohart Margarete, Mrs., Davis, California, USA
- Bohart Richard M., Dr., Dept. of Entomology Univ. of California, Davis, California, USA
- Böhm Helene, Dr., Wien II, Herminengasse 4/16, Österreich

- *Bohnsack Kurt Karl, Prof. Dr., Dept. of Zoology, San Diego State College, San Diego 15, California, USA
- *Boisson Charles, Prof., Faculté des Sciences, Dakar, West Africa
 Boisson J. M., Mr., Dakar, West Africa
 Boisson L., Mrs., Dakar, West Africa
 Boisson M. E., Miss, Dakar, West Africa
 Boistel Jacques, Mr., Faculté des Sciences, Rennes (Ille-et-Vilaine), France
 Boistel Maria-Joséphe, Mrs., Rennes, France
- *Bojanowska Anna Irena, Dr. Doz., State Inst. of Hygiene, 24 Chocimska Street, Warsaw 12, Polen
- Bolzani, Dr., J. R. Geigy A. G., Basel 16, Schweiz
 Bombosch Ehrentraud, Mrs., Göttingen, Deutschland
 Bombosch Siegfried, Dr., Göttingen, Nikolausbergerweg 5 a, Deutschland
- *Bonnet Pierre, Prof., mit 2 Anschlußmitgliedern, Université de Toulouse, Faculté des Sciences, Lab. de Zoologie, Toulouse, France
- *Borchsenius Nicolas, Dr., Zoological Inst. of the Academy of Sciences, Leningrad W-164, UdSSR
 Borg Ake, Dr., Statens Växtskyddsanstalt, Skara, Schweden
- *Bournier Alexander, Dr., 10 Rue Abert, Montpellier, France
 Bournier, Mrs., Montpellier, France
 Bovey Paul, Prof. Dr., Eidg. Techn. Hochschule, Entomol. Inst. Zürich, Universitätsstraße 2, Schweiz
- Bradley James Chester, Dr., 604 Highland Road, Ithaca, N. Y., USA
 Brammanis Emilija, Mrs., Stockholm, Schweden
- *Brammanis Leo, Dipl.-Ing., Statens Skogsforskningsinst., Stockholm, Schweden
 Brauns Adolf, Doz., Dr. rer. nat., Staatliches Naturhistorisches Museum, Braunschweig, Pockelsstraße 10 a, BRD
 Bravenboer Lubertus, Dr., Proefstation, Naaldwijk, Holland
- *Brčák Jaroslav, Dr., Biologický ústav ČSAV, odd. fytopatologie, Praha 6, Na Karlovce 1, ČSR
- Bredo Hans Joseph, Dr., Locust Expert FAO, Apartado 1933, Managua, Nicaragua
 Bredo, Mrs., Managua, Nicaragua
- *Bregetova Nina, Mrs., Zoological Inst. of the Academy of Sciences, Leningrad B-164, Universitetskaya 1, UdSSR
 Breit Joseph, Hofrat, Wien 18, Weimarer Straße 24, Österreich
 Bretschko Gernot, stud., Zoolog. Inst. d. Univ. Graz, Universitätsplatz 2, Österreich
 Breuning Stephan, Dr., Paris (18), 7 Rue Durautin, France
- Brian Michael V., Mr., Nature Conservancy, Research Station, Wareham, Dorsets., England
- *Briggs John D., Dr., Biofarm Corporation Wasco, California, USA
 Brinck Gunvor, Mrs., Lund, Schweden
 Brinck Per, Prof. Dr., Zoologisches Inst. d. Univ. Lund, Schweden
 Britz Lothar, Dr., Leipzig C 1, Funkenburgstraße 7/II, DDR.
 Bröker Gerda, Mrs., Köln/Ehrenfeld, Eichendorffstraße 14, Deutschland
 Bröker Walter, Dr., Köln/Ehrenfeld, Eichendorffstraße 14, Deutschland
 Bronskill Joan F., Dr., Entomology Research Inst. for Biological Control, Box 367, Belleville, Ontario, Canada
- *Brooke James Peter, Mr., The Cooper Technical Bureau, Berkhamsted, England
 Brouérius van Nidek (Christian), Mr., Leuvensestaat 94, Den Haag, Holland
 Brouérius van Nidek-Harts, A. J. L., Den Haag, Holland
- *Brown Anton William A., Prof., Dept. of Zoology University of Western Ontario, London, Canada
 Brown H. Dick, Mr., c/o Anti Locust Research Centre, 1 Princes Gate, London, SW. 1, England
 Brown, H. D., Mrs., London, England
 Bruneau de Mire, Mr. Ph., Attaché de Recherches au CNRS, 57 Rue Cuvier, Paris Ve, France
- *Bryce Derek, Dr., Dept. of Zoology, The University, Reading, Berks, England
 Bryk Ella Claudia, Mrs., Lostigen 1. Solna, Schweden
 Büchel Karl Heinz, Dr., Beuel/Rhein, Wilhelmstraße 109, Deutschland
 Buchli Harro, Dr., Lab. Arago, Bauyuls/mer, P. O., France
 Buck John B., Dr., Lab. of Physical Biology, National Inst. of Health, Bethesda, Md., USA
- *Buckley Sonja M., Dr., The Rockefeller Foundation Lab., 66th Street and York Avenue, New York 21, N. Y., USA
- *Bulanowa-Sachwatkina, E. M., Katheder f. Entomologie, Universität, Moskau, UdSSR
 *Burgerjon Albertus, Mr., Lab. de Lutte Biologique, La Minière par Versailles (S.-et-O.), France

- Burgerjon, Mrs., La Minière par Versailles (S.-et-O.), France
- *Burgess Emory D., Mr., Dir. Plant Pest Control Division, Agricultural Research Service,
US Dept. Agriculture, Washington, D. C., USA
- *Burgess Robert William, Dr., The Liberian Inst. of the American Foundation for Tropical
Medicine Inc., Harpel, Liberia, W.-Africa
- Burgess Robert W., Mrs., Harpel, Liberia, W.-Africa
- Burgess Ruth S., Mrs., Washington, D. C., USA
- Burla Hans, Prof., Gockhausen (Zürich 44), Geerenackerstraße 7, Schweiz
- Burla-Scheel Anita, Mrs., Gockhausen (Zürich 44), Schweiz
- Burlini Milo, Dr., Ponzano Veneto (Treviso), Italia
- Burlini-Craller Carlotta, Mrs., Ponzano Veneto (Treviso), Italia
- *Burt Paul Edwin, Mr., Rothamsted, Experimental Station, Harpenden, Herts., England
- Burt Edmund Thomas, Dr., King's College, Newcastle upon Tyne, England
- *Busnel Marie-Claire, Mrs., Lab. de Physiologie, Acoustique Jouy-en-Josas, S.-et-O., France
- Busvine Dorothy P., Mrs., London WC. 1, England
- Busvine James Ronald, Dr., London School of Hygiene and Tropical Medicine, London
WC. 1, England
- Butovitsch Viktor, Prof., Statens Skogsforskningsinst., Stockholm 51, Schweden
- Büttiker S., Mrs., Kaiserangst/Schweiz
- Büttiker Wilhelm, Dr., Kaiserangst/Schweiz
- *Bychowskaja-Pavlovskaja Irine, Dr., Leningrad, UdSSR
- Byers George W., Dr., Dept. of Entomology, University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA
- Bytinski Paula, Mrs., Tel Aviv, Israel
- *Bytinski-Salz Hans, Prof. Dr., University of Tel Aviv, Dept. of Zoology, Tel Aviv, Israel
- Cachan Pierre Charles, Dr., Orstom, B. P. 20, Abidjan, Côte d'Ivoire, France
- *Cairaschi Eugène A., Mr., Maître de Recherches, INRA Station Centrale Zoologie agricole,
Route de St.-Cyr, Versailles, S.-et-O., France
- Callahan Philip Serna, Prof. Dr., Dept. of Entomology, Agricultural Center, Louisiana State
University, Baton Rouge, Louisiana, USA
- *Callan Edward McC., Dr., Dept. of Zoology and Entomology, Rhodes Univ., Grahamstown,
South Africa
- *Campell James Allan, Dr., Moredun Inst., Edinburgh 9, Schottland
- Campell J. A., Mrs., Edinburgh 9, Schottland
- Cancela da Fonseca Jorge Paulo, Mr., Lab. da Defesa Fitossanitaria dos Produtos Arma-
zenados, Largo de Santos 3, 3º, Lisboa, Portugal
- Cancela da Fonseca Monique, Mrs., Lisboa, Portugal
- *Čapek Miroslav, Ing., Forschungsinst. f. Forstwirtschaft d. ČSR, Akademie der Landwirt-
schaftswissenschaften, Běanská Štiavnica (Praha 12, Slezská 7), ČSR
- Carayon Gabrielle, Mrs., Paris V^e, France
- Carayon Jacques, Mr., Musée National, 57 Rue Cuvier, Paris V^e, France
- Carbonell Carlos S., Prof., Casilla de Correo 490, Montevideo, Uruguay
- Carroll Hilda, Mrs., Dublin, Ireland
- *Carroll John, Prof., Faculty of Agriculture, University College, Glasnevin, Dublin, Ireland
- Carroll-Mathews Molly, Miss, Dublin, Ireland
- *Carvalho de Melo José Candido, Dr., Museu Nacional, Quinta da Boa Vista, Rio de Janeiro,
Brasilien
- Castel-Branco Armando J. F., Dr., Centro de Zoologica, Junta de Investigações do Ultramar,
Rua da Junqueira 14, Lisboa-3, Portugal
- Castel-Branco Leopoldina, Mrs., Lisboa, Portugal
- Castellitz, Mrs., England
- Cavalloro Raffaele, Dr., Viale Istituto 8, Scafati (Salerno), Italia
- Cavalloro-Moretti Bruna, Mrs., Scafati (Salerno), Italia
- Cavill George William K., Prof. Dr., School of Chemistry, University of New South Wales,
Broadway, N. S. W., Australia
- Ceballos Pedro, Dr., Inst., Español de Entomologia, Hipódromo, Madrid, Spanien
- Centre de Recherches Agronomiques de l'Etat, Gembloux, Belgien
- *Černý Vladimír, Dr., Biologisches Inst. d. Tschechoslowakischen Akademie d. Wiss., Praha
XIX, Na cvičišti č. 2, ČSR
- Certani Ph., Paris, France
- Chamberlain Joan, Mrs., Belfast, Northern Ireland
- *Chamberlain Ralph, Mr., Agricultural Entomology Division, Ministry of Agriculture, Elm-
wood Avenue, Belfast, Northern Ireland
- Chant Alfred Donald, Dr., Entomology Lab., Box 179, Belleville, Ontario, Canada

- *Chapman Paul J., Dr., New York State Agricultural Exp. Station, Cornell Univ., Geneva, N. Y., USA
Chapman P. J., Mrs., Geneva, N. Y., USA
- *Chararas Constantin, Dr., 4 Boulevard Exelmans à Paris 16, France
Chararas, Mrs., Paris 16, France
Charpentier Reinhold, Mr., Entomologiska avdelningen, Zoologiska Inst., Lund, Schweden
Chen Pei Shen, Prof., Zoologisches Inst. d. Universität Zürich, Schweiz
Chen Pei Shen, Mrs., Zürich, Schweiz
- *Cheng Tien-Hsi, Prof. Dr., Dept. of Zoology and Entomology, The Pennsylvania State Univ., University Park, Pennsylvania, USA
- *Chiang Huai C., Dr., Univ. of Minnesota, Duluth, Minn., USA
China John Francis, Mr., London, England
- *China William E., Dr., British Museum (nat. hist.), London SW 7, England
- *Chopard Lucien, Prof. Dr., Lab. d'Entomologie, 45 bis Rue de Buffon, Paris V^e, France
Chopard, Mrs., Paris V^e, France
Christensen Paul J. Holst, Doz. Dr., Sophus Schandorphsvej 16, Kgs. Lyngby, Dänemark
Chrysanthus, Kapuzinerpater, Warandelaan 5, Oosterhout (N. B.), Holland
Claridge Michael Fred, Dr., Dept. of Zoology, Univ. College, Cardiff, Großbritannien
Clarke Gates J. F., Dr., Smithsonian Institution, US. National Museum, Washington 25, D. C., USA
- *Clarke Kenneth Upex, Dr., Dept. of Zoology, University of Nottingham, Nottingham, England
Classey Eric, William, Mr., 22, Harlington Road East, Feltham, Middlesex, England
Clements Alan N., Dr., Dept. of Physiology and Biochemistry, The Univ., Southampton, England
Clements G. M. D., Mrs., Southampton, England
- *Cobben René Hubert, Mr., Lab. voor Entomologie, Gen. Foulksweg 37, Wageningen, Holland
- *Cochran Donald Gordon, Dr., Dept. of Entomology, Virginia Polytechnic Inst., Blacksburg, Virginia, USA
- *Cochrane Douglas Gordon, Dr., Shell International Chemical Company, St. Swithin's House, St. Swithin's Lane, London EC. 3, England
Cockbain Alan John, Mr., Rothamsted Expt. Station, Harpenden, Herts., England
Cohér Edward, Dr., Boston, USA
Coiffait Henri, Prof. Dr., Faculté des Sciences, Toulouse, France
Coiffait Irène, Mrs., Toulouse, France
Colhoun E. H., Dr., Science Service Lab., Canadian Agriculture, London, Ontario, Canada
Colhoun, Mrs., London, Ontario, Canada
- *Collins Donald L., Dr., State Entomologist, N. Y. State Education Bldg., Albany, N. Y., USA
Commun Robert Leon F., Mr., Centre Technique d'Agriculture Tropicale, 45 bis Avenue Belle-Gabrielle, Nogent sur Marne (Seine), France
- *Compton C. C., Dr., Shell International Chemical Company, St. Swithin's House, St. Swithin's Lane, London EC. 3, England
- *Conci Cesare, Prof., Museo Civico Storia Naturale, Corso Venezia 55, Milano, Italia
Conci N., Mrs., Milano, Italia
Corbet H. G., Mrs., Entebbe, Uganda
Corbet Philip S., Dr., E. A. Virus Research Inst., P. O. Box 49, Entebbe, Uganda
Costa Lima da Angelo M., Prof. Dr., Inst. Oswaldo Cruz, Rio de Janeiro, Caica Postal 926, Brasil
Costa Michael, Dr., 41, Heath Hurst Rd., London NW. 3, England
- *Cottier William, Dr., Entomology Division, D. S. I. R., P. O. Box 223, Nelson, New Zealand
- *Couturier Albert E., Mr., Station de Zoologie agricole, Cite administrative, Colmar, France
- *Craig George B., Prof., Dept. of Biology, University of Notre Dame, Notre Dame, Indiana, USA
Crane Diana, Miss, Edmonton, Alberta, Canada
Crane Eva, Dr., The Bee Research Association, Woodside House, Chalfont Heights, Gerrard's Cross, Bucks., England
Crichton Michael Jan, Dr., Zoology Dept., The University, Reading, England
Crichton Ruth May, Mrs., Reading, England
Crowell Hamblin H., Paseo de Valencia al Mar 14, Valencia, Spanien
Crowell H. H., Mrs., Valencia, Spanien
- *Cruikshank Sheila Craig, Mrs., 8, Tillyard Way, Cambridge, England
- *Curtin Thomas J., Dr., Detachment 36, US. Air Force, Mustafa Bey Caddesi Nr. 39, Izmir, Türkei
Cymorek Dorothea, Mrs., Krefeld-Uerdingen, Deutschland

- Cymorek Siegfried, Mr., Krefeld-Uerdingen, Am Rheintor 7, Deutschland
 Czernilofsky Edmund, Ing., Wien XVI, Ottakringer Straße 234, Österreich
- Dal Monte Gino, Dr., Capo Gabinetto Analisi Entomologiche, Direzione Generale Alimentazione, Via Sallustiana 10, Roma, Italia
 Daniel Franz, Mr., Zoologische Staatssammlung, München, Deutschland
 Darchen Roger, Dr., Station de Recherches Agricoles, Bure-sur-Yvette (Seine-et-Oise), France
 *Darvaš Andrija, Mr., Centralni hiijski zavod, Sarajevo, M. Tita 7, Jugoslawien
 Daubermann Walter, Dr.
- *David William Anker, L., Dr., 34 a, Storey's Way, Cambridge, England
 *Davidson George, Mr., Ross Inst. of Tropical Hygiene, Keppel St., Gower St., London WC. 1, England
 Davies Richard G., Mr., Zoology Dept., Imperial College, Princes Consort Rd., London SW. 7, England
- *De Bach Paul, Dr., Univ. of California, Citrus Exp. Station, Dept. of Biological Control, Riverside, California, USA
 *De Bellis Enrico, Dr., Centro Sperimentazione Agricole e Forestale, C. P. 9079, Roma, Italia
 Declerq Walter L., Mr., Lab. voor Biochemie, Casinoplein 11, Gent, Belgien
 *De Fluiter Hendrik J., Dr., Inst. voor Plantenziektenkundig Onderzoek (I. P. O.), Binnenhaven 4 a, Wageningen, Holland
 De Fluiter-Sinemus F. W. H., Mrs., Wageningen, Holland
- *De Jong Cornelis, Dr., Bilderdijk Laan 69, Bilthoven, Holland
 De Lattin Gustav, Prof. Dr., Zoologisches Inst. d. Univ., Saarbrücken, Deutschland
 *Delattre Robert, Mr., 53, Avenue des Etats-Unis, Versailles (Seine-et-Oise), France
 Delattre R., Mrs., Versailles, France
 De Lisle Christiane, Mrs., Paris, France
 De Lisle Melchior Oliver, Dr., 29, Boulevard Raspail, Paris 7^{ème}, France
 Delkeskamp Kurt, Dr., Berlin 4, Invalidenstraße 43, Zoologisches Museum, Deutschland
- *De Long Dwight M., Prof., Dept. of Entomology, Ohio State Univ., Columbus 10, Ohio, USA
 De Long D.-M., Mrs., Columbus 10, Ohio, USA
- *Del Ponte Eduardo, Prof. Dr., Florencio Balcarce 81, Buenos Aires, Argentinien
 Derbeneva-Ukhova V. P., Prof., Inst. medical Parasitol., USSR
 De Reyher Adèle, Miss, Villa Mon Repaire 8, Ch. de Fantaisie, Pully, France
- *De Wilde Jan, Lab. voor Entomologie, Wageningen, Holland
 De Worms Charles George M., Dr., Three Oaks, Shore's Road, Woking, Surrey, England
- *Diakonoff Alexey, Dr., Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Raamsteed 2, Leiden, Holland
 *Dicker G. H. L., Dr., East Malling Research Station, Maidstone, Kent, England
 Dickson Douglas, Dir., Anticimexbolagen, 46 Vasagatan, Stockholm, Schweden
 Dickson Ulla, Mrs., Stockholm, Schweden
 Dickson Robert C., Dr., Univ. of California, Citrus Exp. Station, Riverside, California, USA
 Dickson R. C., Mrs., Riverside, Californien USA
 Dietrich Henry, Mr., Dept. of Entomology, Cornell Univ., Ithaca, USA
 Dirsh V. M., Dr., Anti-Locust R. C., 1, Princes Gate, London SW. 7, England
 Dispos Paul, Dr., 10, Rue Saint-Dominique, Paris 7^e, France
- *Dix Peter H., Mr., 525 West 113th St., New York 25, N. Y., USA
 Djurkić Jelena, Dr., Novisad, Jugoslawien
- *Dlabola Jiří, RNDr., Forschungsinstitut f. Pflanzenschutz, Ruzyně d. ČSR Akademie, Landwirtschaftswissensch., Praha 12, Slezská 7, ČSR
- *Dobrovolski B. W., Prof. Dr., Lehrstuhl f. Entomologie, Univ., Moskau, B-234, Leninskie Gory, UdSSR
- *Doeckel Otto Heinz, Dr., Farbenfabriken Bayer A. G., Leverkusen, DBR
 Dolinar Marta, Prof., Inst. za Hmeljarstvo, Žalec, Jugoslawien
- *Dollfus Robert Ph., Prof. Dr., 57, Rue Cuvier, Paris V^e, France
 Domenichini Giorgio, Prof. Dr., Istituto di Entomologia agraria, Via Celoria 2, Milano, Italia
 Donaubaer Edwin, Dipl.-Ing. Dr., Wien XIII, Kremsergasse 9/2/6, Österreich
 Dorman S. C., Dr., Stauffer Chemical Company, P.O.Box 760, Mt.View, San Francisco, USA
- *Doskočil Jaromir, RNDr., Praha 6, Nad Borislavkou 32, ČSR
 dos Passos Cyril Franklin, Mr., Washington Corners, Mendham, New Jersey, USA
 dos Passos F. C., Mrs., Mendham, New Jersey, USA
 Dosse Guido, Prof. Dr., Stuttgart-Hohenheim, Inst. f. Pflanzenschutz, Deutschland
 Dosse Hanna, Mrs., Stuttgart-Hohenheim, Deutschland
- *Downes John Antony, Mr., Room Nr. 126, Neatby Building, Central Exp. Farm, Ottawa, Ont., Canada
 Dresden Daniel, Dr., Koningslaan 80, Utrecht, Holland
 Dresden van der Velde Meta E., Mrs., Koningslaan 80, Utrecht, Holland

- Državna založba Slovenije, Ljubljana, Jugoslawien
- *Dunger Wolfram, Dr., Staatliches Museum f. Naturkunde-Forschungsstelle, Görlitz, Am Museum 1
- Dunlop Mary K., Dr., Harpel, Liberia, West Africa
- Dunning Robert A., Dr., Rothamsted Field Station, Dunholme, Lincoln, England
- *Dupuis Claude, Mr., 57, Rue Cuvier, Paris V^e, France
- Ebeling Ora May, Mrs., Los Angeles, California, USA
- *Ebeling Walter, Prof. Dr., 10659 Rochester Ave., Los Angeles 24, California, USA
- Ebner Richard, Dr., Wien IX, Beethovengasse 3/11, Österreich
- Eborall Barbara, Miss, British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Rd., London SW. 7, England
- Eborall J., Miss, London, England
- Eckerlein Hans, Dr., Coburg, Elsässerstraße 5, Deutschland
- Eckerlein H., Mrs., Coburg, Deutschland
- Edmunds George F., Dr., Division of Biology, Univ. of Utah, Salt Lake City, Utah, USA
- Edwards Clive Arthur, Dr., Rothamsted Exp. Station, Harpenden, Herts., England
- Edwards John Stuart, Dr., School of Agriculture, Downing Street, Cambridge, England
- Edwards Robin, Mr., Wayside, Brenzett, Romney Marsh, Kent, England
- Ehrhardt Peter, cand. rer. nat., Inst. f. angewandte Zoologie d. Univ., Würzburg, Röntgenring 10, Deutschland
- Ehrlich Anne H., Mrs., Stanford, California, USA
- *Ehrlich Paul R., Dr., Natural History Museum, Stanford Univ., Stanford, California, USA
- *Eichhorn Otto, Dr., Hann. Münden, Forstzoologisches Inst., Deutschland
- Eichler Wolfdietrich, Prof. Dr., Kleinmachnow, Clara-Zetkin-Straße 23, Deutschland
- *Eidmann Hubertus, Dr., Statens Skogsforskningsinst. Stockholm 51, Schweden
- Eisenschmidt Hans, Dr., Berlin N 58, Topsstraße 29/III, Deutschland
- Eisner Erna, Mrs., und noch 2 Anschlußmitglieder, Den Haag, Holland
- Eisner Jacob Curt, Mr., Den Haag, Kwekerijweg 5, Holland
- *Eisner Thomas, Prof., Dept. of Entomology, Cornell Univ., Ithaca, N. Y., USA
- Ekholm Gunvor, Mrs., Helsingfors, Finnland
- Ekholm Svante, Mr., Storsvängen 17 A., Helsingfors, Finnland
- *El-Tigani Mohammed El-Amin, Mr., Rostock Univ., Inst. f. Phytopathologie, Satoverstr. 48, DDR.
- Emery George A., Mr., 36, Southdown Rd., Harpenden, Herts., England
- Emmert W. A., Mr., Inst. f. angewandte Zoologie, Univ., Würzburg, Röntgenring 10, Deutschland
- Endrödy-Kovács Eva, Mrs., Budapest, Ungarn
- *Endrödy-Younga Sebastian, Dr., Budapest VIII, Baross-u. 13, Ungarn
- *Ene John C., Dr., Dept. of Zoology, Univ. College, Ibadan, Nigeria, W. Africa
- Engelmann Franz, Dr., Dept. of Anatomy, Albert Einstein College of Medicine, New York 61, N. Y., USA
- Engelmann Gert, Dr., Wien IX, Garnisongasse 3/16
- *Enigk Karl, Prof. Dr., Inst. f. Parasitologie u. vet. med. Zoologie, Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchröde, Bünteweg 17, Deutschland
- Enigk, Mrs., Hannover-Kirchröde, Deutschland
- Entomological Society of Canada, Edmonton, Alberta, Canada
- EPRO, Fa., Wien I, Neuer Markt 1, Österreich
- Erdős József, Dr., Tompa, Széntháromság-tér 3, Ungarn
- Eriksson Torsten Erik, Mr., Schweden
- Ernst Eberhard, Dr., Schweizer Tropeninst., Sociusstraße 57, Basel, Schweiz
- Esch Harald, Dr., München, Deutschland
- *Esfandiari S., Dr., Staatssekretär, Ministry of Agriculture, Teheran, Persien
- Español F., Dr., Inst. Español da Entomologia, Hipódromo, Madrid, Spanien
- *Esther Heinz, Dr., Karl-Marx-Stadt, Amselsteig 14, DDR
- Esther, Mrs., Karl-Marx-Stadt, DDR
- *Evans Edith, Miss, Royal Entomological Society of London, 41 Queen's Gate, London SW. 7, England
- *Evans Gwilyn Owen, Dr., Zoology Dept. British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Rd., London SW., England
- *Evans John William, Dr., Australian Museum, College Street, Sydney, N-Sw., Australien
- Evans, Mrs., Sydney, Australien
- Evenius Christa, Mrs., Celle, BRD
- Evenius Joachim, Dr., Niedersächsisches Landesinstitut f. Bienenforschung, (20 a) Celle, Wehlstraße 4 a, BRD
- Evers Alfons, Dr., Krefeld, Dürerstraße 13, Deutschland

- Evlachova A., Mr., Inst. f. Pflanzenschutz, Herzenstr. 42, Leningrad, UdSSR
- *Ezzat Yehia Mahmoud, Prof. Dr., 9 Ali Gallad St., Midan Soliman Goher, Dokki-Cairo, Egypt, UAR
- Faber Albrecht, Prof. Dr., Tübingen, Biesingerstraße 8, Deutschland
- Faber Walter, Dr., Wien II, Trunnerstraße 5, Bundesanstalt f. Pflanzenschutz, Österreich
- Fachverband d. Chemischen Industrien Österreichs, Wien I, Bauernmarkt 13, Österreich
- Facultad de Agronomia-Biblioteca, Apartado 4579, Maracay-Aragua, Venezuela
- Facultad de Ciencias Naturales y Museo de la Universidad Nacional de La Plata, Paseo del Bosque, La Plata, Argentinien
- *Fain Alexander M., Prof. Dr., Inst. de Médecine Tropicale, 155 Rue Nationale à Anvers, Belgien
- *Fallis A. Murray, Dr., Ontario Research Foundation, 43, Queens Park, Toronto 5, Canada
- Fallis Ruth A., Mrs., Toronto, Canada
- *Fankhänel Heinz, Dr., Eberswalde, Schwappachweg 10, DDR
- Feely Luke, Mr., The Agricultural Inst., Johnstown Castle, Agricultural College, Wexford, England
- Feldman-Muhsam Brouria, Dr., Hebrew Univ., Medical School, Jerusalem, Israel
- Ferrrière Charles, Prof. Dr., 57 Florissant, Genève, Schweiz
- Ferrière Ch., Mrs., Genève, Schweiz
- Ferrière F., Mr., Genève, Schweiz
- *Fewkes Derek William, Dr., Central Agricultural Research Station Waterloo, Carapichaima, Trinidad, Westindien
- *Figala Jaroslav, Mr., Praha 16, Na Bědidle 21, ČSR
- *Finkenbrink Walter, Dr., Farbenwerke Höchst, Frankfurt/Main-Höchst, Deutschland
- Finlayson L. R., Mr., Belleville, Ontario, Canada
- Finlayson Thelma, Mrs., Box 179, Belleville, Ontario, Canada
- Fischer Frans, Ch. J., Mr., Rotterdam, Lumeystraat 7 c, Holland
- Fischer Maximilian, Dr., Wien I, Naturhistorisches Museum, Österreich
- Fischer-Blumer, L. F. J., Mrs., Rotterdam, Holland
- Flanders Hilma, Mrs., Riverside, California
- Flanders Stanley E., Prof., 957 Massachusetts Ave., Riverside, California
- Flipse L. P., Ing., G. Ligtermoet and Zoon N. V., Chemische Fabrik, Rotterdam, Postbus 699, Holland
- Florida State Board of Health, Florida, USA
- Fodor Eugen, Dr., Budapest VII, Tanács-Körut 1/I/2, Ungarn
- Forschungs- und Produktionsgesellschaft, Biologisch-Chemische, Wien XXI, Brünnerstraße 3, Österreich
- Forsslund Karl-Herman, Dr., Stockholm 51, Schweden
- Forster Elisabeth, Mrs., München 19, BRD
- Forster Walter, Dr., Zoologische Staatssammlungen, München 19, Menzingerstraße 67, BRD
- Fossel Annemarie, Dr., Aigen im Ennstal, Steiermark, Österreich
- Fraenkel Gottfried S., Prof., Dept. of Entomology, Univ. of Illinois, Urbana, Ill., USA
- Fraenkel R., Mrs., Urbana, Ill., USA
- *Fraga de Azevedo João, Prof., Inst. de Medicina Tropical, Lisboa, Portugal
- Fraga de Azevedo, Mrs., Lisboa, Portugal
- *Francke-Grosmann Helene, Prof. Dr., Reinbek, Bez. Hamburg, Am Vorwerksbusch 4, Deutschland
- Franz Feja, Dr., Veterinarski Fakultet, Sarajevo, Djure Djakovića 8, Jugoslawien
- Franz Elli, Dr., Frankfurt/Main, Senckenberg-Museum, Senckenberg-Anlage 25, Deutschland
- Franz Herbert, Prof. Dr.-Ing., Wien XVIII, Haizingergasse 29
- *Franz Jost M., Dozent, Darmstadt, Kranichsteinerstraße 61, Deutschland
- *Frazer John, F. D., Dr., The Nature Conservancy, 19, Belgrave Square, London SW. 1, England
- Freeman Audrey M., Mrs., London, England
- *Freeman John Allen, Dr., Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Infestation Control Division, Hook Rise, Tolworth, Surbiton, Surrey, England
- *Freeman Paul, Dr., Dept. of Entomology British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Rd., London SW. 7, England
- French Roy Arthur, Mr., Rothamsted Exp. Station, Harpenden, Herts., England
- Freude Annemarie, Mrs., München, BRD
- Freude Heinz, Dr., München 19, Menzingerstraße 67, BRD
- *Frey Georg, Dr., Museum Frey, Tutzing bei München, BRD
- *Freitag Günther, Mr., Berlin N 4, Invalidenstraße 101, Deutschland

- *Freytag Paul Harold, Mr., Dept. of Zoology and Entomology, Ohio State Univ., 1735 Neil Ave., Columbus 10, Ohio, USA
 Frilli Franco, Dr., Ist. di Entomologia, Univ. Cattolica S. Cuore, Piacenza, Italia
 Froehlich Claudio G., Dr., Caixa Postal 6994, Sao Paulo, S. P. Brasil
 Froehlich Maria Eudoxia, Mrs., Sao Paulo, Brasil
 Fuchs Ernst, Dipl.-Ing., Wien XVIII, Weimarerstraße 4, Österreich
 Fuchs Piet, Mr., Zoölogisches Lab., Kaiserstraat 63, Leiden, Holland
 Fukuda Toshifumi, Dr., Sericultural Exp. Station, 2-104, Koenji, Suginami-Ku, Tokyo, Japan
 *Fullaway David T., Mr., 2714 Upper Manoa Rd., Honolulu 14, Hawaii
 Fullaway Edith L., Mrs., Honolulu 14, Hawaii
 Fulmek Leopold, Dr., Wien-Mauer, Karl-Schwed-Gasse 48, Österreich
 Fuzeau-Braesch Suzel, Mrs., Lab. de Biologie animal, 12 Rue Cuvier, Paris V^e, France
 Gäbler Hellmuth, Prof. Dr., Eberswalde, Goethestraße 6, Deutschland
 *Gabrielith-Shpan S. Rachel, Dr., Dept. of Plant Protection, P. O. B. 8393, Jaffa
 *Galun Rachel, Dr., Israel Inst. for Biological Research, Ness-Ziona, Israel
 Gardenhire Roland G., Mr., Regional Insect Control Project, American Embassy, Beirut, Lebanon
 Garms Elke, Mrs., Hamburg, Deutschland
 *Garms Rolf, Dr., Hamburg, Bernhard-Nocht-Straße 74, Tropeninstitut, Deutschland
 *Gasser Rudolf, Dr., Kluserstraße 33, Basel, Schweiz
 Geary, Florida, USA
 *Geering Quinton Ashton, Mr., Chesterford Park, Research Station, Saffron Walden, Essex, England
 Geiler Heinz, Dr., Leipzig S 3, Dohnaweg 4, Deutschland
 *Geisthardt Günter, Dr., Ingelheim/Rhein, Rathenaustraße 22, Deutschland
 *Genduso Pietro, Dr., Inst. Entomologia Agraria, Parco d'Orléans, Palermo, Italia
 Genduso, Mrs., Palermo, Italia
 Genz Wilhelm, Mr., Bremerhaven-L., Myslowitzerstraße 26, Deutschland
 Georgizević Emil, Prof., Sarajewo, Jugoslawien
 *Gerig Luzio, Dr., 315 Forch-Straße, Zürich 8, Schweiz
 Gerig-Trechsel Christina, Mrs., Zürich 8, Schweiz
 *Gershenson Sergius, Prof. Dr., Inst. of Zoology Acad. of the Ukrainian, Kiew-30, Vladimirska 55, USSR
 *Geyer Johan W. Ch., Dr., Division of Entomology, Private Bag 134, Dept. of Agricultural Technical Services, Pretoria, Union of South Africa
 Geyer M. M., Mrs., Pretoria, Union of South Africa
 *Gezova A. B., Dr., Zoology Inst., Acad. der Wissenschaften Leningrad B-164, Universitetskaja 1, UdSSR
 Ghani M. A., Dr., Commonwealth Inst. of Biological Control Pakistan Station, Murree Road, P. O. Box 8, Rawalpindi, Pakistan
 Ghesquière Jean, Dr., Stella Mare, Mentone (A. H.), France
 Ghesquière Suzanne, Mrs., Mentone, France
 *Ghilarov Mercurius S., Prof. Dr., Inst. für Tiermorphologie, Akad. d. Wiss. Lenin-Av. 33, Moskau W-71, UdSSR
 *Gillett John David, East African Virus Research Inst., Entebbe, Uganda
 Gillies Agnes, Mrs., Amani, Tanganyika
 *Gillies Michael Th., Dr., Malaria Inst., Amani, Tanganyika
 *Giordani Soika Antonio, Prof. Dr., Museo Civico Storia Naturale, Venezia, Italia
 *Glumac Slobodan, Dr., Sekretarijet Univ. Beograd, Jugoslawien
 *Gluschenkov, Prof., Katheder f. Entomologie, Univ. Moskau, UdSSR
 *Godefroy Willem L., Mr., c/o G. Ligtermoet and Zoon N. V., Postfach 699, Rotterdam, Holland
 *Goidanich Athos, Prof. Dr., Ist. di Entomologia Agraria della Univ. degli studi, Torino, Via Pietro Giunia 15, Italia
 Goidanich, Mrs., Torino, Italia
 Goldsmith Cathy, Miss, New York 10, N. Y., USA
 *Goldsmith Eli D., Prof., New York Univ., College of Dentistry, 421 First Avenue, New York 10, N. Y., USA
 Goldsmith Gertrude, Mrs., New York 10, N. Y., USA
 *Gontar J., Inst. für Epidemiologie, Mikrologie and Hygiene, Kirgizskaja-Str. 61, Frunze, Kirgisische SSR
 *Goodwin-Bailey Kenneth Frank, Mr., The Cooper Technical Bureau, High Str., Berkhamsted, Herts., England

- Gößwald Karl, Prof. Dr., Inst. f. angewandte Zoologie d. Univ. Würzburg, Röntgenring 10, Deutschland
- Götz Bruno, Dr., Staatl. Weinbau-Inst., Stefan-Meier-Str. 21, Freiburg/Breisgau, Deutschland
- *Gough Harold C., Dr., N. A. A. S., Anstey Hall, Trumpington, Cambridge, England
- *Gouin François J., Dr., Musée de l'Univ. et de la Ville de Strasbourg, France
- Gouin Marguerite, Miss, Strasbourg, France
- *Graham Kenneth, Dr., Dept. of Zoology, Univ. of British Columbia, Vancouver 8, B. C., Canada
- Gratwick Marion, Miss, East Malling Research Station, East Malling, Nr. Maidstone, Kent, England
- Gravestein Willem H., Mr., Rubensstraat 87, Amsterdam-Z., Holland
- Gravestein-Raaff A. F. E., Mrs., Amsterdam-Z., Holland
- *Grayson James McDonald, Dr., Dept. of Entomology, Virginia Polytechnic. Inst., Blacksburg, Virginia, USA
- Greaves Eileen Flora, Mrs., Canberra City, Australien
- Greaves Thomas, Mr., Division of Entomology, C. S. I. R. O., Box 109, Canberra City, D. C. T., Australien
- Greenslade Ralph M., Dr., Chesterford Park Research Station, Saffron Walden, England
- *Gregor František, Ing. Dr., Zemědělská 1, Brno, ČSR
- Gregson Barbara Grace, Mrs., Kamloops, B. C., Canada
- *Gregson John D., Mr., Vet. and Med. Section Entomology Lab., Canada, Dept. Agriculture, Box 210, Kamloops, B. C., Canada
- *Gressitt J. Linsley, Dr., Bishop Museum, Honolulu, Hawaii
- *Grigorieva T., Dr., Inst. f. Pflanzenschutz, Herzenstr. 42, Leningrad, UdSSR
- Grigorova Rosa, Mrs., Sofia, Bulgarien
- Grisson Pierre, Mr., Lab. de Biol. et de Lutte Biologique, La Minière, par Versailles (Seine-et-Oise), Frankreich
- *Grob Hans, Dr., Bex (VD), Schweiz
- Gruber Jürgen, Mr., Wien XIX, Kasgrabengasse 22 a, Österreich
- Grünberg Friederich, Dr., Wien I, Freyung 6, Österreich
- Grundmann Ernst, Kommerzialrat, Kitzbühel/Tirol, Lebenbergweg 32, Österreich
- Grundmann Wilhelmine, Mrs., Kitzbühel/Tirol, Österreich
- Grünwaldt Ellinor, Mrs., München, Deutschland
- Grünwaldt Wilhelm, Dr., München 15, Waltherstr. 19, Deutschland
- *Guagliumi Pietro, Mr., Apartado 4629, Maracay, Venezuela
- Guiglia Delfa, Dr., Museo Civico di Storia Naturale, Via Brigata Liguria 9, Genova, Italia
- Guiglia Nadja, Mrs., Genova, Italia
- Günthart E., Dr., c/o Dr. R. Maag A. G., Chemische Fabrik, Dielsdorf-Zürich, Schweiz
- Günthart E., Mrs., Dielsdorf-Zürich, Schweiz
- *Günther Kurt, Dipl.-Biol., Berlin-Lichtenberg, Weitlingstr. 78, Deutschland
- *Gupta K. Sen, Mr., Praha 6, na cvičišti 2, ČSR
- *Gupta Purshotam Das, Dr., Biophysical Res. Lab., Eye and Ear Hospital Univ. of Pittsburgh, Medical Centre, Pittsburgh-13, Penn., USA
- *Gurjeva Elena, Mrs., Zoological Inst. of the Acad. of Sciences, Leningrad W-164, Universitetskaja 1, UdSSR
- Gygax Hedy, Mrs., Helvetiastr. 35, Bern, Schweiz
- *Haaf Erwin, Dr., Museum Frey, Tutzing bei München, Deutschland
- Haarløv Niels, Mr., The Royal Vet. and Agricultural College, Zoological Dept., Bulowsvej 13, Kopenhagen, Dänemark
- Habermann Harald, Prof. Dr., Inst. f. Zoologie u. Botanik, Akad. d. Wiss., Tartu, Vanemuise 21, Estnische SSR
- Hackman Walter, Dr., Zoologisches Museum d. Univ., Helsinki, Finnland
- *Hadaway Alan Benjamin, Dr., Colonial Pesticides Research Unit, Porton Down, Salisbury, Wilts., England
- *Hadorn Charles-Arthur, Dr., St. Johannsvorstadt 92, Basel, Schweiz
- Hadorn Clara, Mrs., Basel, Schweiz
- Haemek Mishmar, Mr., Israël
- Haeselbarth Erasmus, Dr., Zoologische Staatssammlung, München 19, Menzingerstr. 67, Deutschland
- *Hafez Mahmoud, Prof. Dr., Head of Entomology Dept., Faculty of Science, Cairo Univ., Giza, Egypt, UAR
- Haine Else, Dr. rer. nat., Forschungslaborat. f. angewandte Entomologie, Museum Alexander Koenig, Koblenzerstr. 150, Bonn, Deutschland
- Halászfy Eva, Dr., Budapest IX, Raday-utca 18, Ungarn

- Halberstadt Johann, Mr., Senior Officer, Division of Research and Lab., International Atomic Energy Agency, Wien I, Körntnerring, Österreich
- Halberstadt Klaus, cand. rer. nat., Inst. f. angewandte Zoologie d. Univ. Würzburg, Röntgenring 10, Deutschland
- *Hall Richard Estlin, Mr., Dept. of Zoology, Southampton Univ., Southampton, England
- *Hall Stanley A., Mr., 3113 Homewood Pkway, Kensington, Maryland, USA
- Hall S. Thea, Mrs., Kensington, Maryland, USA
- Hamann Helmut H. F., Mr., Linz/Donau, Keimstraße 8, Österreich
- Hamilton Andrew G., Dr., Biological Dept., St. Thomas Hospital Medical School, London SE. I, England
- Hamilton Margaret Joyce, Mrs., London, England
- Hammer Ole Gregers, Dr., Dänemark
- Handschin Eduard, Dr., Basel, Missionsstraße 9, Schweiz
- Hannemann Hans-Joachim, Dr., Zool. Museum d. Humboldt Univ. zu Berlin, Berlin N 4, Invalidenstr. 43, Deutschland
- Hanson John F., Dr., Dept. of Entomology, Univ. of Mass., Amherst, Mass., USA
- Hanson Maria, Mrs., Amherst, Mass., USA
- Harde Karl W., Dr., Staatl. Museum f. Naturk., Entomologische Abt., Stuttgart O., Archivstraße 4, Deutschland
- *Hardy Elmo D., Dr., Univ. of Hawaii, Honolulu 14, Hawaii
- Hardy, Mrs., Honolulu 14, Hawaii
- *Harley James M. B., Mr., P. O. Box 96, Tororo, Uganda, East Africa
- Harpaz Isaac, Dr., Dept. of Entomology, Hebrew Univ., Rehovot, Israel
- Harpaz J., Mrs., Rehovot, Israel
- Harris K. M., Mr., Dept. of Agric. Research Moor Plantation, Ibadan, Nigeria
- Harris Lilian, Mrs., London, England
- *Harris William V., Mr., c/o British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Road, London SW 7, England
- Harrison Jan Robert, Mr., Veterinary Research Dept., Boots Pure Drug Co. Ltd., Thurgarton, Notts., England
- *Hartzell Albert, Dr., Boyce Thompson Inst. for Plant Research, Yonkers 3, New York, USA
- Hartzell Anna, Mrs., Yonkers 3, New York, USA
- Hasenfuss Ivar, Dr., Zool. Institut, Erlangen, Universitätsstr. 19, Deutschland
- Haskell B., Mrs., London, England
- *Haskell Peter Th., Dr., Anti Locust Research Centre, 1 Princes Gate, London SW., England
- Hass Poyl, Mr., Odense, Dänemark
- Hassett Charles C., Dr., Physiology Division DMR., Army Chemical Center, Maryland, USA
- Hassett Martha, Mrs., Maryland, USA
- Hatch H., Mrs., Seattle 5, Washington, USA
- Hatch Melville H., Dr., Dept. of Zoology Univ. of Washington, Seattle 5, Washington, USA
- Hatzissarantos Harilaos, Prof. Dr., Rue Kapsalie 11, Athen, Griechenland
- Hauser Bernd, cand. phil., Innsbruck, Zoolog. Inst., Universitätsstr. 4, Österreich
- Hayek Christine M. F. von, Miss, British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Road, London SW. 7, England
- Hayes William P., Dr., 301 W, Delaware Ave., Urbana, Ill., USA
- Heath Gordon W., Dr., Entomology Dept., Rothamsted, Exp. Station, Harpenden, Herts., England
- Hecht Maria, Mrs., Mexico, D. F. Mexico
- Hecht Otto, Dr., Laboratorio de Entomologia Económica, Apdo. Postal 19186, Mexico, D. F. Mexico
- *Hecker Erich, Dr., Max Planck Inst., München 15, Goethestr. 31, Deutschland
- Hedquist Karl-Johann, Dr., Naturh. Riksmuseet, Stockholm 50, Schweden
- Hedquist Margit, Mrs., Stockholm 50, Schweden
- Heeley William, Dr., Shell Research Ltd., Woodstock Agricultural Research Centre, Sittingbourne, Kent, England
- Heidenreich Erich, Doz. Dr., Darmstadt, Heinrichstr. 187, Deutschland
- Heinze Kurt, Dr., Biologische Bundesanstalt, Berlin-Dahlem, Königin-Luisenstr. 19, Deutschland
- *Helle Willem, Dr., Kastanjelaan 16, Aalsmeer, Holland
- Hellén Mary, Mrs., Helsingfors, Finnland
- Hellén Walter, Dr., Helsingfors, Kimmovägen 12, Finnland
- *Henson Walter Robert, Prof. Dr., 206 O. Z. L. Yale University, New Haven, Conn., USA
- Henson W. R., Mrs., New Haven, Conn., USA

- Herbst Hans Georg, Prof. Dr., Inst. f. Zoologie, Landw. Fak., Humboldt Univ. Berlin N 4, Invalidenstr. 42, Deutschland
- Hercules Powder Company, N. V., P. O. Box 89, The Hague, Holland
- Hering Erich M., Prof. Dr., Zoologisches Museum, Berlin N 4, Invalidenstr. 43, Deutschland
- Hering von Stryk Xenia, Dr. phil., Berlin-Dahlem, Reichensteinerweg 21, Deutschland
- *Hertel Rolf, Dr., Dresden Al., Zwinger, Deutschland
- *Hertig Marshall, Dr., P. O. Box 2033, Balboa Heights, Panama, Canal Zone
- Heydemann Berndt, Dr., Zoologisches Inst. d. Univ. Kiel, Hegewischstraße 3, Deutschland
- Heydemann Fritz, Prof. Dr., Plön/Holstein, Lütjenburger Straße 25, Deutschland
- Hickin Norman Ernst, Dr., Felcourt Research Lab., East Grinstead, Sussex, England
- Higgins Lionel George, Dr., Gracious Pond Farm, Chobham Woking, Surrey, England
- Higgins Nesta R., Mrs., Chobham Woking, Surrey, England
- High E. A., London, England
- Hildebrand Peter, Mr., Wien X, Angeligasse 107/44, Österreich
- Hille Ris. D. Lambers, Dr., Bladluisonderzoek T. N. O., Bennekom, Holland
- *Hincks Walter D., Dr., Manchester Museum, The Univ., Manchester 13, England
- *Hinton Howard E., Dr., Dept. of Zoology, Univ. of Bristol, Bristol, England
- Hoch Karl, Dr., Bonn/Rhein, Römerstr. 148, Deutschland
- Hoch Nelly, Mrs., Bonn/Rhein, Deutschland
- *Hocking Brian, Prof. Dr., Dept. of Entomology, Univ. of Alberta, Edmonton, Alberta, Canada
- Hocking Drake, Mr., Edmonton, Alberta, Canada
- Hocking Jocelyn, Mrs., Edmonton, Alberta, Canada
- *Hocking Kaspar Stephen, Mr., Colonial Pesticides Research Unit, P. O. Box 204, Arusha, Tanganyika
- Hocking Linnet E., Miss, Edmonton, Alberta, Canada
- Hocking Martin B., Mr., Edmonton, Alberta, Canada
- *Hodek Ivo, Dr., 7, Viničná, Praha 2, ČSR
- *Hoffmann Clarence H., Dr., Entomology Research Division, US Dept. of Agriculture, Plant Industry Station, Beltsville, Maryland, USA
- Hoffmann Roberta, Mrs., Beltsville, Maryland, USA
- *Höfler Karl, Prof. Dr., Wien XIV, Onno Kloppg. 6/4, Österreich
- Höfler Luise, Dr., Mrs., Wien XIV, Onno Kloppg. 6/4, Österreich
- *Holdaway Frederick George, Prof. Dr., Dept. of Entomology and Economic Zool., Univ. of Minnesota, St. Paul 1, Minnesota, USA
- Holdhaus Karl, Hofrat Dr., Wien, Österreich
- Holloway Dorothy W., Mrs., Albany, California, USA
- *Holloway James K., Mr., 1050 San Pablo Ave., Albany, California, USA
- Holmes N. D., Mr., Entomology Section, Research Station, Lethbridge, Alberta, Canada
- Holmes, Mrs., Lethbridge, Alberta, Canada
- Hölzel Emil, Major, Klagenfurt, Landesmuseum, Museumstraße, Österreich
- Homann Heinrich, Dr., (20 b), Göttingen, Stegemühlenweg 61, Deutschland
- Homann Ingeborg, Mrs., Göttingen, Deutschland
- *Hoogstraal Harry, Dr., US. Naval Medical Research Unit, American Embassy, Cairo, Egypt
- Hoop Martin, Dr., Kiel-Kronshagen, Steindamm 40, Deutschland
- Hoop Ursula, Mrs., Kiel-Kronshagen, Deutschland
- *Hopf Hans Stefan, Dr., Tropical Products Inst., 56-62 Gray's Inn Road, London WC. 1, England
- *Hopla Cluff E., Prof. Dr., Dept. of Zoology, The Univ. of Oklahoma, Norman, Oklahoma, USA
- *Horber Ernst, Dr., Eidg. landw. Versuchsanstalt, Zürich 50, Schweiz
- Horber, Mrs., Zürich 50, Schweiz
- Horion Adolf, Dr., Überlingen/Bodensee, Stein 36, Deutschland
- Hoskins William M., Prof., Dept. of Entomology and Parasitology, Univ. of California, Berkeley, California, USA
- Hoskins, Mrs., Berkeley, California, USA
- Howden G. F., Dr., Imperial College of Science and Technology Ashurst Lodge, Sunninghill, Ascot, Berks., England
- Howe Cynthia T., Mrs., Slough, Bucks., England
- *Howe Robert William, Dr., 5 Hempson Ave., Slough, Bucks., England
- *Hrdý Ivan, Dr., Praha 2, Viničná 7, ČSR
- Hubbell Grace G., Mrs., Ann Arbor, Michigan, USA
- *Hubbell Theodore H., Prof., Museum of Zoology, Univ. of Michigan, Ann Arbor, Michigan, USA

- Hueck Hendrik Jacobus, Dr., Centraal Lab., T. N. O., Julianalaan 134, Delft, Holland
 Hurka Karel, Dr., Praha 2, Viničná 7, ČSR
 Hurpin Bernard, Mr., Lab. de Lutte biologique, La Minière par Versailles (Seine-et-Oise), France
 Hüsing Johannes Otto, Prof. Dr., Halle/Saale, Domplatz 4, Zoologisches Inst., Deutschland
 Hussey Norman W., Dr., Glasshouse Crops Research Inst., Worthing Rd., Rustington, Sussex, England
 Huxley Herbert Henry, Mr., 3 Lindow Road, Old Trafford, Manchester 16, England
 Huxley Joan M., Mrs., Manchester 16, England
 *Hyland Kerwin E., Dr., Univ. of Rhode Island, Kingston, Rhode Island, USA
 *Hynes Noel, Dr., Dept. of Zoology, The Univ., Liverpool 3, England
- Ilić Budimir, Dr., Poljoprivredni Fakultet, Zemun, Jugoslawien
 Illies Joachim, Dr., Plön/Holstein, Hydrobiologische Anstalt, Deutschland
 Illies, Mrs., Plön/Holstein, Deutschland
 Inagaki Sin, Dr., c/o Lab. de Zoologie de la Sorbonne, Paris V^e, 1 Rue Victor Cousin, France
 Institut Miguel Lillo, Tucuman, Miguel Lillo 205, Argentinien
 Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles 4, Rue Vautier 31, Belgien
 Interchemie Ges. m. b. H. (Dipl.-Ing. M. Stöhr), Wien VI, Mariahilfer Straße 61, Österreich
 Ionescu Mihail, Prof. Dr., Akad. der Rumänischen Volksrepublik, Bukarest, Calea Victoriei 125, Rumänien
 Issekutz Ladislaus, Dr., Kohfidisch, Burgenland, Österreich
- *Jahn Else, Doz., Wien XIII, Fasangartenstraße 5—7/II/8, Österreich
 Jakob Hermann, Mr., Riedenthal, Post Ullrichskirchen, Niederösterreich
 Janczyk Friedrich, Dr., Naturhist. Museum, Wien I, Burgring 7, Österreich
 Janetschek H., Prof. Dr., Zoologisches Inst., Innsbruck, Universitätsstr. 4, Tirol, Österreich
 Jenkins Dale W., Dr., Fort Detrick, Frederick, Maryland, USA
 Jenschke Paul, Dipl.-Ing. Dr., Fa. R. Avenarius, Wien I, Burgring 1, Österreich
 *Jensen Dilworth D., Prof. Dr., 112 Agric. Hall, Univ. California, Berkeley, California, USA
 Jensen Knud, Dir., Forsikrings-Aktieselskabet DOMUS, H. C. Andersens Boulevard 12, Kopenhagen, Dänemark
 Jepson, Mrs., Sunninghill, Berks., England
 Jepson Walter F., Dr., Imperial College Field Station, Silwood Park, Sunninghill, Berks., England
 Jobbins Daniel, Mr., USA
 *Johansen Carl, Dr., R. T. 2 Box 109, Pullman, Wash., USA
 Johansson Arne Semb, Prof., Zoolog. Lab., Univ. of Oslo, Blindern, Norwegen
 Johansson Gunhild, Mrs., Lund, Schweden
 Johansson Sven, Mr., Zoolog. Inst., Lund, Schweden
 *Johnson Cecil G., Dr., Entomology Dept., Rothamsted, Exp. Station, Harpenden, Herts., England
 Johnson Margaret, Mrs., Harpenden, Herts., England
 *Johnson Phyllis T., Dr., Box 2033, Balboa Heights, Panama, Canal Zone
 Jones Jack Colvard, Prof., Dept. of Entomology, Univ. of Maryland, College Park, Maryland, USA
 Jones Merlin P., Mr., Extension Entomologist, Federal Extension Service, Room 4150, South Building, USDA, Washington 25, D. C., USA
 *Jones Tecwyn, Mr., P. O. Box 21, Kikuyu, Kenya
 Jørgensen Jørgen, Mr., Statens plantepatologiske Forsøg, Lyngby, Dänemark
 *Jourdheuil Pierre, Mr., Station de Zool., Agricole C. N. R. A., Route de St.-Cyr, Versailles, France
 Jucci Carlo, Prof. Dr., Istituto Zoologia Spallanzani Univ., Pavia, Italia
 Judenko Eugeniusz, Dr., Chesterford Park Research Station, Saffron Walden, Essex, England
 Jung Herbert F., Dr., Farbenfabrik Bayer A. G., Pflanzenschutz, Leverkusen, BRD
- Kabos Jacob Willem, Dr., van Baexlestraat 26, Amsterdam, Holland
 Kabos-Tammeryn J. G., Mrs., Amsterdam, Holland
 *Kalandadse L. P., Prof. Dr., Georgian Academy of Science, Tbilissi, Georgia, UdSSR
 *Kalandra Augustin, Doz. Dr., Forschungsanstalt f. Forst- und Jagdwesen, Zbraslav II, Strnady 167, ČSR
 Kalshoven Luis G. E., Dr., Rotondeweg 2, Blaricum, Holland
 Kalshoven van der Brug H., Mrs., Blaricum, Holland
 Kalugina N. S., Dr., Zoolog. Museum an der Univ. Moskau-K 9, Herzenstr. 9, UdSSR

- Kamal Adel S., Prof. Dr., Dept. of Entomol., Colorado State Univ., Fort Collins, Colorado, USA
- Kanamitsu Keiji, Mr., Dept. of Forestry, Tokyo Univ., Tokyo, Japan
- Kanellis Anton, Prof. Dr., Univ., Thessaloniki, Griechenland
- *Kanervo Veikko, Prof. Dr., Zentrale f. Landwirtschaftliche Forschung, Tikkurila, Finnland
- *Kangas Esko, Prof. Dr., Pihlajatie 49 B, Helsinki, Finnland
- Kangas Hilikka, Dr., Mrs., Helsinki, Finnland
- *Kantschaweli G., Dr., Grusisches Inst. f. Landw., Tbilissi, Georgia, UdSSR
- *Karaman Zora, Dr., Skopje, Post case 138, Jugoslawien
- *Kasperlik Helmut, Dr., Farbenfabrik Bayer A. G., Leverkusen, BRD
- Kasy Friedrich, Dr., Naturhist. Museum, Wien I, Burgring 7, Österreich
- *Kaszab Zoltán, Dir. Dr., Budapest VIII, Baross-u. 13, Ungarn
- Kawar Nasri, Mr., Faculty of Agric. Sciences, American Univ. Beirut, Lebanon
- Kawar, Mrs., Beirut, Lebanon
- Kawecki Zbigniew, Prof. Dr., Warszawa, Rakowiecka 8, S. G. G. W., Polen
- *Kearns Clyde W., Dr., Shell international Chemical Com., St. Swithin's House, St. Swithin's Lane, London EC. 3, England
- *Keiding Johannes, Mr., Statens Skadedyrlab. (Government Pest Infestation Lab.), Springforbi, Dänemark
- Keilbach Rolf, Prof. Dr., Greifswald, Joh.-Seb.-Bach-Straße 11/12, Zoolog. Inst., Deutschland
- Keiser Fred, Dr., Marschalkenstr. 78, Basel, Schweiz
- Keiser Lili, Mrs., Basel, Schweiz
- *Kelner-Pillault Simone, Miss, Lab. d'Entomologie, 45 bis Rue de Buffon, Paris V^e, France
- *Kelsey John M., Mr., Entomology Division, Dept. of Scientific and Industrial Research, Private Bag, Christchurch, New Zealand
- Kemper H., Prof. Dr., Inst. für Wasser-, Boden- und Lufthygiene, Berlin-Dahlem, Corrensplatz 1, Deutschland
- *Kenaga Eugene E., Mr., 1629 Isabella Rd., Midland, Michigan, USA
- Kennedy John S., Dr., Entomological Field Station, 34 A Storey's Way, Cambridge, England
- Kerrich Geoffrey John, Mr., Commonwealth Inst. of Entomology, c/o British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Rd., London SW. 7, England
- Kerrich Majorie, Mrs., London, England
- Kerrich Mary G., Miss, London, England
- Kerrich Robert W. G., Mr., London, England
- Kerrich Thomas G. E., Mr., London, England
- Kevan D. Keith McE., Prof. Dr., Dept. of Entomology and Plant Pathology, Mc Gill Univ., Macdonald College, P. Que., Canada
- Khan Mumtaz Ahmad, Mr., Zoology Dept., Imperial College, London SW. 7, England
- *Kirchner Walter, Dr., Würzburg, Steinbachtal-Am Roßberg 1/2, Deutschland
- *Kiriakoff Sergius G., Kust Dr., Museum voor Tierkunde, 14 Universiteit Straat, Gent, Belgien
- Kiriakoff, Mrs., Gent, Belgien
- *Kirt Edmund, Mr., c/o Kemisk Vaerk Koege A/S, Overgaden neden Vandet 39, Kopenhagen, Dänemark
- Kloft Erika, Mrs., Würzburg, Deutschland
- Kloft Werner, Doz. Dr., Inst. f. angewandte Zoologie d. Univ., Würzburg, Röntgenring 10, Deutschland
- *Klots Alexander B., Prof. Dr., 215 Young Ave., Pelham, New York, USA
- Klots Elise B., Mrs., Dr., Pelham, New York, USA
- Klots Luise, Miss, Pelham, New York, USA
- Klug Osmund P., stud. rer. nat., Gunterstalstr. 59, Freiburg/Breisgau, Deutschland
- Klynstra Foppe Bonno, Mr., Moddermansstraat 18, Leyden, Holland
- Klynstra-Semplonius M. J., Mrs., Leyden, Holland
- *Knechtel Wilhelm, Dr., Akad. d. Rumänischen Volksrepublik, Bukarest, Calea Victoriei 125, Bukarest, Rumänien
- Kneitz Gerhard, Mr., Inst. f. angewandte Zoologie, Univ. Würzburg, Röntgenring 10, Deutschland
- Knoll Fritz, Prof. Dr., Wien I, Riemergasse 6/11, Österreich
- Knoll, Mrs., Wien I, Riemergasse 6/11, Österreich
- *Kobachidze D., Prof. Dr., Zoologisches Inst., Dzerjirski Str. 8, Tbilissi, Georgia, UdSSR
- Koch C., Dr., Transvaal Museum, P. O. Box 413, Pretoria, South Africa
- *Koehler Witold, Prof. Dr., Warszawa, ul. Nowoopaczewska 3, Polen
- Kofler Alois, Prof. Dr., Lienz, Kärntnerstraße 8, Osttirol, Österreich
- Köhler Pablo E., Dr., Gral. Urquiea 1546, Florida, Buenos Aires, Rep. Argentina
- *Kolossoff A., Prof., Inst. f. Landwirtschaft, Balaschicha, Moskau, UdSSR

- Königsmann Eberhard, Dr., Deutsches Entomologisches Inst., Berlin-Friedrichshagen, Josef-Nawrocki-Straße 10, Deutschland
 Kontuniemi Tahvo, Dr., Helsinki, Myrskyläntie 3, Finnland
 Korte Friedhelm, Prof. Dr., Bad Godesberg, Stirzenhofstraße 22, Deutschland
 Kostić Brnek Ljubica, Prof., Inst. za biologija Univerziteta, Zagreb, Heinzelova 55, Jugoslawien
 *Kovačević Željko, Prof. Dr., Landwirtschaftliche Fak. Zagreb-Maksimir, Jugoslawien
 *Kozłowski Sławomir, Dr., State Inst. of Hygiene, 24 Chocimska Street, Warszawa 12, Polen
 Kramer James P., Dr., Div. of Insects, US. National Museum, Washington 25, D. C., USA
 Kramer, Mrs., Washington 25, D. C., USA
 *Kraus Otto, Dr., Senckenbergische Naturforschende Gesellschaft, Frankfurt/Main, Senckenberganlage 25, Deutschland
 Kreissl Erich, Mr., Steiermärkisches Landesmuseum „Joanneum“, Graz, Stmk., Österreich
 *Kretzschmar Karl Heinz, Dipl.-Biol., Delitzsch, Clara-Zetkin-Platz 3, DDR
 Kring James, Dr., The Connecticut Agricultural Exp. Station, P. O. 1106, New Haven 4, Conn., USA
 Kritscher Erich, Dr., Naturhist. Museum, Wien I, Burgring 7
 Kuchlein Johan Hendrik, Mr., Bronwersgracht 65, Amsterdam-C, Holland
 *Kuenen Donald J., Prof. Dr., Zoologisches Lab., Kaiserstraat 63, Leiden, Holland
 Kuenen L. J. Th., Mrs., Leiden, Holland
 *Kühlhorn Friedrich, Dr., Zoologische Staatssammlung, München 19, Menzingerstr. 67, Deutschland
 Kühnelt Wilhelm, Prof. Dr., Zoolog. Inst. d. Univ. Wien, Österreich
 *Kühni Hans Rudolf, Dipl.-Ing., 40, Rue du Rhône, Genève, Schweiz
 Kühni, Mrs., Genève, Schweiz
 *Kukalová Jarmila, Dr., Praha 14, Nusle, Herálecká 964/a, ČSR
 Kulash Walter, M., Prof. Dr., P. O. Box 5215, State College Station, North Carolina State College, Raleigh, North Carolina, USA
 *Kulzer Hans, Mr., Museum Frey, Tutzing bei München, Deutschland
 Kunkel Hartwig, cand. rer. nat., Zoologisches Inst. f. angewandte Zoologie, Würzburg, Röntgenring 10, Deutschland
 *Kurentzov Alexei I., Prof. Dr., Vladivostok, Leninstraße 50, UdSSR
 *Kurir Anton, Prof. Dr. Dr., Inst. f. Forstentomologie d. Hochschule f. Bodenkultur, Wien XVIII, Gregor-Mendel-Straße 33, Österreich
 Kusnezov Nicolas, Prof., Mendoza 3391, Tucuman, Argentinien
 Kutter Heinrich, Dr., Seestraße 103, Männedorf, Kt. Zürich, Schweiz
 Kutter, Mrs., Männedorf, Kt. Zürich, Schweiz
 Kwizda Richard, Dr. Mag., Wien I, Dr.-Karl-Lueger-Ring 6, Österreich
- Laarman Jacob Jan, Dr., Lab. voor Parasitologie, D. Rijksuniv., Rapenburg 33, Leiden, Holland
 *Labeyrie Vincent, Dr., Lab. d'Entomologie, Bures sur Yvette, (Seine-et-Oise), France
 *Lachmayer Jadwiga, Doz. Dr., Inst. Medicine Morskiej, Gdańsk, ul. Hibnera 1, Polen
 La Face Lidia, Mrs., Istituto Superiore di Sanità, Viale Regina Elena 299, Roma, Italia
 *Laird Marshall, Prof., Box 102, Mac Donald College P. O., Quebec Province, Canada
 Laird Raymond L., Dr., USA Technical Cooperation Div. to India, American Embassy, New Delhi, India
 *Landa Vladimir, Dr., Entomologisches Inst. d. ČSAV, Praha 2, Viničná 7, ČSR
 Landin Bengt Olof, Mr., Zoolog. Inst., Ent. Abt., Lund, Schweden
 Landin Silluf, Mrs., Lund, Schweden
 *Lane Fred, Dr., Caica Postal 9063, Sao Paulo, Brasilien
 Lane, Mrs., Sao Paulo, Brasilien
 *Lange Bernhard, Dr., (23) Oldenburg (Old.), Ratsherr-Schulze-Straße 8, Deutschland
 Langford George S., Dr., State Entomologist, Univ. of Maryland, College Park, Maryland, USA
 Langford, Mrs., College Park, Maryland, USA
 Last Horace R., Mr., 12 Winkworth Road, Banstead, Surrey, England
 Latif Abdul, Commander, Punjab Agricultural College, Ryallpur, Pakistan
 Laufer Hans, Dr., Biology Dept., The John Hopkins Univ., Baltimore 18, Md., USA
 *Laurence Brian Robin, Dr., London School of Hygiene and Tropical Medicine, London WC. 1, England
 Laurence B. R., Mrs., London WC. 1, England
 Laurent Janine Mrs., 57 Rue Cuvier, Paris V^e, France
 Lavie Pierre, Mr., Station Exp. d'Agricole, Cantaret-Montfaret (Vancluse), France

- Lea Arden O., Dr., Florida State Board of Health, Entomologic Research Center, P. O. Box 308, Vero Beach, Florida, USA
Lea Hilda, Mrs., Vero Beach, Florida, USA
Ledoux Andree, Dr., Allées Jules Guerde, Inst. d'Entomologie, Faculté des Sciences, Toulouse, France
Lefkovitch Helene Elli, Mrs., Upper Bourne End, Bucks., England
*Lefkovitch Leonard Philip, Mr., Foley Bungalow, Heavens Lea, Upper Bourne End, Bucks., England
*Legendre Roland, Prof. Dr., Inst. des Hautes Etudes de Tananarive, Lab. de Zoology, BP S 66, Tananarive, Madagascar
Leiler Karin, Mrs., Johanneshov, Schweden
Leiler Tor Erik, Mr., Karlskronavägen 17, Johanneshov, Schweden
*Lensky Yaacov, Mr., Fac. of Agriculture, Dept. of Agricultural Entomology, Rehovot, Israel
Leston Dennis, Mr., 44 Abbey Road, London NW. 8, England
Levinson Zwi Hermann, Dr., Dept. of Zoology, Univ. of Cambridge, Cambridge, England
Lewis Clifford Th., Dr., Imperial College, Field Station, Silwood Park, Sunninghill, Ascot, Berks., England
*Lewis David James, Dr., c/o British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Rd., London SW. 7, England
Lewis Ernest, Mr., 8 Parry Road, South Norwood, London SE. 25, England
Lewis L., Mrs., London SW. 7, England
*Lhoste Jean, Prof. Dr., 17 Rue Soyer, Neuilly, Seine, France
Lichtenstein E. Paul, Prof. Dr., Dept. of Entomology, Univ. of Wisconsin, Madison 6, Wisconsin, USA
Liebmann Walter, Mr., Oberkochen/Württ., Gartenstraße 19, Deutschland
Lieftinck Maurits Anne, Dr., Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden, Holland
Lieftinck, née Van Veen C. M., Mrs., Leiden, Holland
Lienk Laura I., Mrs., Cornell Univ., Geneva, N. Y., USA
*Lienk Siegfried E., Prof. Dr., New York State Agricultural Exp. Station, Cornell Univ., Geneva, N. Y., USA
*Lindberg Håkan, Prof. Dr., Zoologisches Inst., Helsingfors, Finnland
Lindberg Margit, Mrs., Helsingfors, Finnland
Lindner Eberhard, Dr., Efferen bei Köln, Berrenratherstraße 62, bei Kalwa, Deutschland
Lindner Erwin, Prof. Dr., Stuttgart, Archivstraße 4, Deutschland
Lindroth Carl H., Prof. Dr., Zool. Inst. Lund, Schweden
*Lineva V. A., Dr., Inst. f. medizinische Parasitologie u. Tropische Medizin, Warschawskoje 5, Moskau B 105, UdSSR
*Linsley E. Gorton, Prof., Dept. of Entomology and Parasitology, Univ. of California, Berkeley 4, California, USA
Linsley E. G., Mrs., Berkeley 4, California, USA
*Lipke Herbert, Dr., Exp. Zoology Branch, Directorate of Medical Research, US. Army Chemical Warfare Lab., Army Chemical Center, Maryland, USA
Lipke-Lauda H., Mr., Maryland, USA
Lloyd David C., Dr., Commonwealth Inst. of Biological Control, P. O. Box 575, Fontana, California, USA
Lloyd D. C., Mrs., Fontana, California, USA
Loew Johann, Dr., Wien IX, Waldvogelstraße 10—14, Österreich
Loher Werner, Dr., Zoophysiologisches Inst., Tübingen, Hölderlinstraße 12, Deutschland
Lohse Gustav Adolf, Dr., Hamburg 20, Lehmweg 56, Deutschland
*Lohwag Kurt, Prof. Dr., Hochschule f. Bodenkultur, Wien XVIII, Gregor-Mendel-Straße 33, Österreich
Löken Astrid, Miss, Zool. Museum, Univ. in Bergen, Bergen, Norway
*Longfield Cynthia E., The Park House, Cloyne, Co. Cork, Eire
Loosjes Fredrik E., Dr., Vosselaar 4, Wageningen-Hoog, Post Bennekom, Holland
Lorković Zdravko, Prof. Dr., Biologisches Inst., Medizinische Fak., Zagreb, Jugoslawien
*Loschiavo Samuel Ralph, Mr., Canada Dept. of Agriculture Research Station, Box 6200, Winnipeg 1, Manitoba, Canada
Loschiavo S. R., Mrs., Winnipeg 1, Manitoba, Canada
Loschnigg Frank, Dr., Wien, Österreich
Lounsky Jacob, Mr., 2, Place du Chat Botté, Bruxelles 18, Belgien
*Lowenstein Otto Egon, Prof., Dept. of Zoology and Comparative Physiology, The Univ., Birmingham 15, England
Lower Harry F., Mr., Waite Agricultural Research Inst., Private Bag 1, Adelaide, Australia
Loyer Jacques, Mr.

- Lucas Fred, Dr., Shirley Inst., Manchester 20, England
 Łukowicz Hipolit, mgr. inz., Krzyż Wlkp., Ul. Poznańska 39, Polen
 *Lüscher Martin, Prof. Dr., Zoolog. Inst. d. Univ. Bern, Bern, Sahlistraße 8, Schweiz
 Lyneborg Leif, Mr., Skovsøen 15, Bagsvaerd, Dänemark
- *Macan Thomas T., Dr., Ferry Horse, Far Sawrey, Ambleside, Westmoreland, England
 MacBain Cameron J. B., Dir. Dr., Insect Pathology Research Inst., Sault Ste.-Marie, Ontario, Canada
 MacBain Cameron, Mrs., Sault Ste.-Marie, Ontario, Canada
 McClure Don., Mrs., 301 W. Delaware Ave., Urbana, Ill., USA
 MacDonald William Weir, Mr., Dept. of Parasitology and Entomology, School of Tropical Medicine, Liverpool 3, England
 Mackauer Manfred, Dr., Zool. Inst. d. Univ., Frankfurt/Main, Siesmayerstraße 70, Deutschland
 Mackworth-Praed Cyril W., Mr., Castletop, Burley, Ringwood, Hants., England
 Mackworth-Praed Edith M. H. S., Mrs., Ringwood, Hants., England
 *MacLagan Stewart, Prof. Dr., West of Scotland Agricultural College, Blythwood Square, Glasgow, Scotland
 Madge Edward Paul, Dr., Zoology Dept., Cambridge Univ., Downingstreet, Cambridge, England
 Maher Ali Abdel Moneim, Dr., Dept. of Insecticides, Ministry of Agriculture, Dokki, Gizah, Egypt, UAR
 Mainx F., Prof. Dr., Inst. f. allgemeine Biologie u. Genetik, Wien IX, Schwarzspanierstraße, Österreich
 *Maksimović Miloš, Dr., Inst. za sumarstvo, Beograd, Visoki Stevan 2, Postfach 761, Jugoslawien
 *Maksymov Klaus, Dr.-Ing., Schweiz. Anstalt f. d. forstliche Versuchswesen, Birmensdorf/Zürich, Schweiz
 Malicky Hans, Mr., Theresienfeld 112, Niederösterreich
 *Manankov A. P., Prof., University, Woronesch, UdSSR
 Mandl Ida, Mrs., Wien III, Weißgerberlande 26, Österreich
 Mandl Karl, Dr.-Ing., Wien III, Weißgerberlande 26, Österreich
 *Mankush Sanharib, Filital Industrie Chimiche, Via Velasca 5, Milano, Italia
 *Mannheims Bernhard, Dr., Zoologisches Forschungsinst. und Museum Alexander König, (22 c) Bonn a. Rh., Deutschland
 Mannheims Helene, Mrs., Bonn a. Rh., Deutschland
 Manning D., Alsager, S-O-T., England
 Manning Francis Joseph, Dr., Pikes Hey, Heathend Rd., Alsager, S-O-T., England
 Manning N., Mrs., Alsager, S-O-T., England
 *Maramorosch Karl, Prof. Dr., Rockefeller Inst., New York 21, N. Y., USA
 Marcuzzi Giorgio, Dr., Istituto di Zoologia, Univ., Padova, Italia
 Marks Elizabeth Nesta, Miss, Dr., Dept. of Entomology, Univ. of Queensland, George Street, Brisbane, Queensland, Australia
 Marshall A. T., Mr., Imperial College of Sciences and Technology, Ashurst Lodge, Sunninghill, Ascot, Berks., England
 *Martelli Minos, Prof. Dr., Istituto di Entomologia agraria dell'Univ., Via Celoria 2, Milano, Italia
 Martini Erich, Prof. Dr. †, Hamburg 20, Abendrothsweg 21, Deutschland
 Martini, Mrs., Hamburg 20, Deutschland
 Martouret Daniel, Mr., Lab. de Lutte biologique, La Minière par Versailles, France
 Martouret, Mrs., La Minière par Versailles, France
 *Martynova Olga, Mrs., Moskau B-71, Leninsky Prospect 33, UdSSR
 Mashhood Alam S., Zoology Dept., Muslim University, Aligarh, Indien
 *Mason William R. M., Dr., 22 Oakwood Ave., Ottawa 5, Canada
 Masurka Richard, Dr. Dipl.-Ing., Verband ländlicher Genossenschaften in Niederösterreich, Wien I, Seilergasse 6, Österreich
 *Mateu Joaquin, Mr., Lab. Entomologia, 105 Bl. Raspail, Paris Ve, France
 Mathur R. N., Dr., Forest Research Institute, Dehra Dun, 49, Rytton Road, India
 *Matsûda Ryuichi, Dr., Dept. of Entomology, Univ. of Kansas, Lawrence, Kansas, USA
 Matthews A. Graham, Mr., Gatooma Research Station, P. O. Box 396, Gatooma, S. Rhodesia
 Mattingly Peter Fred, Mr., British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Rd., London SW. 7, England
 Maurizio Anna, Dr., Eidg. Versuchsanstalt, Bienenabteilung, Liebefeld-Bern, Schweiz
 Mayer Gerald, Dr., Linz a. d. Donau, Kroatengasse 14, Österreich
 *Mayer Karl, Dr., Biologische Bundesanst. f. Land- und Forstwirtschaft, Berlin-Dahlem, Königin-Luise-Straße 19, Deutschland

- Mayer Margarete, Mrs., Berlin-Dahlem, Deutschland
- *Mazokhin-Porshnyakov Georg, Dr., Lenin Prospect 33, Inst. f. Biophysik, Moskau B-71, UdSSR
- McMahon Eugène, Mr., Faculty of Agriculture, Glasnevin, Dublin, Ireland
- McMahon Florence, Mrs., Dublin, Ireland
- Medler John T., Prof., Dept. of Entomology, Univ. of Wisconsin, Madison 6, Wisconsin, USA
- *Meierhans Josef, Dr., Drosselstraße 59, CIBA A. G., Basel, Schweiz
- *Mellanby Kenneth, Dr., Rothamsted Exp. Station, Harpenden, Herts., England
- Merkel, Dr., Dresden, DDR
- Merker E., Prof. Dr., Freiburg, Forstzoologisches Inst., Bertholdstraße 17, Deutschland
- Mesnil L. P., Dr., Commonwealth Inst. of Biological Control, 36 Rue de Chêtré, Delémont, Schweiz
- Metzger Jutta, Mrs., Potsdam, Villa Liegnitz, Deutschland
- Metzger Richard, Dr., Zool. Inst. d. Pädagogischen Hochschule, Potsdam, Park Sanssouci, Villa Liegnitz, Deutschland
- Meyerhoff Grete, Prof. Dr., Hohen Neuendorf b. Bln., Fr.-Engels-Str. 58—65, Deutschland
- Michalski Jacek, Ing., Polska, Poznan, Wojska Polskiego 71 c, Katedra Ochrony Lasu, Polen
- Michelbacher A. E., Prof. Dr., Dept. of Entomology and Par., Univ. of California, 112 Agriculture Hall, Berkeley 4, California, USA
- Michelbacher Martha, Mrs., Berkeley 4, California, USA
- *Michener Charles, Prof. Dr., Dept. of Entomology, Univ. of Kansas, Lawrence, Kansas, USA
- Micks Don W., Prof., Lab. of Medical Entomology, Univ. of Texas Medical Branch, Galveston, Texas, USA
- Mikšić René, Mr., Inst. za sumarstvo i drvnu industriju, Sarajevo, M. Tita 5 (Postfach 178), Jugoslawien
- *Mikšić Sophie, Miss, Sarajevo, Zemaljski Muzej, V. Puznika 7, Jugoslawien
- Milani Anna, Mrs., Pavia, Italia
- Milani Riccardo, Prof., Ist. di Zoologia, P. Botta, Pavia, Italia
- *Milburn Nancy S., Mrs., Dr., Biology Dept., Tufts College, Medford, Massachusetts, USA
- *Miles Herbert W., Prof. Dr., Wye College (Univ. of London), Wye, Kent, England
- Miles Mary, Mrs., Wye, Kent, England
- *Miller Charles A., Mr., Forest Biology Lab., College Hill, Fredericton, N. B., Canada
- Miller Ch. A., Mrs., Fredericton, N. B., Canada
- Milliron Herbert E., Dr., 911 Burley Ave., Glen Dale, West Virginia, USA
- Milum Esther, Mrs., Urbana I, Ill., USA
- *Milum Vern G., Prof., Apiculturist, Dept. of Horticulture, Univ. of Illinois, Urbana I, Ill., USA
- Minselholz, Moskau, UdSSR
- *Misra Awadh Behari, Prof. Dr., New D/4, Post office Road, Banares Hindu Univ., Varanasi 5, India
- *Mitić — Mužina Nadežda, Miss, Beograd, Teodora Dražera broj 7, Jugoslawien
- Mittler Thomas E., Dr., Statens Biarforsøg, Strødom, Hillerød, Dänemark
- Móczár László, Dr., Zool. Abt. des Ungarischen Nationalmuseums, Budapest VIII, Baross-
u. 13, Ungarn
- *Moenikes Adalbert, Dr., Farbenfabrik Bayer A. G., Biol. Inst., Leverkusen-Bayerwerk, Deutschland
- Moenikes Elisabeth, Mrs., Leverkusen, Deutschland
- *Monastero Salvatore, Prof. Dr., Istituto Entomologia Agraria, Palermo, Italien
- Monteiro Guimarães José A., Mr., Lab. de Defesa Fitossanitário dos Produtos Armazenados, Largo de Santos 3, 3^o Lisboa, Portugal
- Montgomery B. Elwood, Prof., Dept. of Entomology, Purdue Univ., Lafayette, Indiana, USA
- Morales Agacino Eugenio, Dr., Inst. Español di Entomologia, Hipódromo, Madrid, Spanien
- *Morge Günther, Dr., Eberswalde bei Berlin, Walter-Rathenau-Straße 3, DDR
- *Moritsch Hans, Dr., Wien IX, Kinderspitalgasse 15, Österreich
- Morris Grace E. M., Mrs., Buckingham, England
- *Morris Kenneth R. St., Dr., The Firs, Chandos Rd., Buckingham, England
- Morrison Diane Joan, Miss, Box 299, Prov. Quebec, Canada
- *Morrison Frank O., Prof. Dr., Box 299, Macdonald College Post Office, Province of Quebec, Canada
- Morrison Lorraine C., Miss, Box 299, Prov. Quebec, Canada
- Morrison Nancy C., Mrs., Box 299, Prov. Quebec, Canada
- Morsi Tosson Ali, Dr., Faculty of Medicine, Ain Shams University, Cairo, UAR
- Mouchet J., Mr., Paris, Avenue Victor Hugo (Langeac, Haute Loire), France

- Mouchet, Mrs., Paris, France
- *Müller Fritz Paul, Prof. Dr., Inst. f. Phytopathologie u. Pflanzenschutz d. Univ. Rostock, Satower Straße 48, DDR
- Müller Hans Joachim, Prof. Dr., Quedlinburg, E. u. J. Rosenbergstraße 23, DDR
- *Müller Peter, Mr., Berlin-Baumschulenweg, Neue Krugallee 80, Deutschland
- *Müller-Liebenau Ingrid, Dr., Limnologische Station, Krefeld-Hülserberg, Deutschland
- *Munger Francis, Mr., 724 Earlham Dr., P. O. Box 70, Whittier, California, USA
- Munger Roberta H., Mrs., P. O. Box 70, Whittier, California, USA
- Murray David R. P., Dr., Dept. of Zoology, Imperial College, London SW. 7, England
- *Mussard Robert Eugène, Mr., 11. Ave. Mohamed Diouri, Kenitra, Maroc
- Muus Elias B., Mr., Odense, Dänemark
- *Nadler Aaron M., Mr., 101 Ocean Park Way, Brooklyn 18, N. Y., USA
- Nagy Barnabás, Dr., Budapest II, Herman Ottó u. 15, Növényvédelmi Kutató Intézet, Ungarn
- *Nast Janusz, Prof. Dr., Zoolog. Inst. d. Polnischen Akad. d. Wiss., Warszawa, Wilcza 64, Polen
- *Nebert Uwe, Dipl. agr., Halle/Saale, Am Krähenberg 14, Deutschland
- *Nebily Karl, Mr., Wien XIX, Krottenbachstraße 94/96, Österreich
- Nederlandsche Entomologische Vereenigen, Zeeburgerdijk 21, Amsterdam (O), Holland
- *Nef Ludovic, Mr., Centre de Recherches en Biologie Forestière, Bokriki/Genk, Belgien
- Nègre G., Mrs., Paris IX, France
- Nègre Jacques, Mr., 5 Rue Bourdaloue, Paris IX, France
- *Nesbitt Herbert H. J., Prof. Dr., Dept. of Biology, Carlton Univ., Ottawa, USA
- Nesbitt, Mrs., Ottawa, USA
- Newson Beverly, Mrs., Kirchberg, Landstuhl/Pfalz, Deutschland
- Newson Harold, Dr., Entomology Dept., 10th Medical Lab., Kirchberg, Landstuhl/Pfalz, Deutschland
- *Nezki G., Prof. Dr., Forschungsinstitut f. Naturherdinfektionen, International naja 25, Omsk, UdSSR
- Nielsen Anker, Dr., Zoologisches Museum, Kopenhagen, Dänemark
- Nielsen Cesare, Dr., Via Letizia 6, Bologna, Italia
- Nielsen Erik Tetens, Dr., P. O. Box 214, Vero Beach, Florida, USA
- Nielsen Grete, Mrs., Kopenhagen, Dänemark
- Nielsen Lilly, Mrs., Via Letizia 6, Bologna, Italia
- Nielsen Tetens Hedvig, Miss, Vero Beach, Florida, USA
- Nielsen Tetens Kirsten, Miss, Vero Beach, Florida, USA
- Nitschmann Joachim, Dr., Zoologisches Inst. d. Humboldt Univ., Berlin N 4, Invalidenstr. 43, Deutschland
- *Nixon Gilbert E. J., Mr., Commonwealth Inst. of Entomology, c/o British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Rd., London SW. 7, England
- Nixon Helen M., Mrs., London SW. 7, England
- Noirot Charles, Prof. Dr., B. P. 1880, Abidjan, Côte d'Ivoire, France
- Noirot C., Mrs., Abidjan, Côte d'Ivoire, France
- *Nolte Hans-Werner, Prof. Dr., Aschersleben, Ermslebenerstraße 52, DDR
- *Nonveiller Guido, Dr., Landwirtschaftliche Fak., Zemun, Jugoslawien
- *Notini Gösta, Prof. Dr., Kgl. Forsthochschule, Stockholm 51, Schweden
- Novák Dušan, Ing., Entomol. Laborat. OHES, Hodonin, ČSR
- *Novák Karel, Dr., Entomologisches Inst. d. ČSAV, Praha II, Viničná 7, ČSR
- *Novák Vladimír, Ing., Forschungsanstalt f. Forst- und Jagdwesen, Akademie d. Landwirtschaftswiss., Zbraslav II, Strnady 167, ČSR
- Novák Vladimír J. A., Dr., Biologický ústav, Na cvičišti 2, Praha 6, ČSR
- Novitzky v. Svatoslav, Dipl.-Ing., Wien III, Neulinggasse 42, Österreich
- *Novotný Ivan, Dr., Praha II, Viničná 7, ČSR
- Nuorteva Kaija, Mrs., Huopalahti, Finnland
- Nuorteva Matti Kalevi, Doz., Haagan Urheilutie 7, Huopalahti, Finnland
- Obenberger Jan, Prof. Dr., Entom. Labor. d. Akad. d. Wiss., Praha II, Viničná, ČSR
- Oertel Everett, Dr., 2928 Edward Ave., Baton Rouge 8, La., USA
- Oertel Ruth, Mrs., Baton Rouge, La., USA
- *Oeser Rudolf, Dr., Potsdam-Sanssouci, Villa Illaire, DDR
- Ohnesorge Bernhart, Dr., Göttingen, Bühlstr. 13, Deutschland
- Omer-Cooper Joseph, Prof., Rhodes Univ., Grahamstown, South Africa
- Omori N., Prof., The Research Institute of Endemics, Nagasaki U., Kozen-machi 35, Japan
- O'Neill Kellie, Miss, Entomology Research Division, ARS, US. Dept. of Agriculture, Washington 25. D. C., USA
- O'Neill Tom, Mrs., Washington 25, D. C., USA

- Oppenoorth Florus J., Dr., Lab. voor Insecticides Onderzoek, Vondellaan 6, Utrecht, Holland
 Osman Mohamed F. H., Dr., Entomology Dept., Fak. of Science, Cairo, Egypt
 Ossowski Leon L. J., Dr., †, Wattle Research Inst., Univ. of Natal, P. O. Box 375, Pietermaritzburg, Union of South Africa
 Österreichische Zuckerindustrie A. G., Werksleitung, Bruck/Leitha, Burgenland, Österreich
 *Ozols Edgars, Prof. Dr., Riga, Hercena iela 32—2, Latvian SSR, UdSSR
- Paget Oliver, Dr., Naturhist. Museum, Wien I, Burgring 7, Österreich
 Pain Janine B. M., Miss, Station de Recherches Apicoles, Bures/Yvette (Seine-et-Oise), France
 Painter Elisabeth, Mrs., Manhattan, Kansas, USA
 Painter Reginald, Dr., Dept. of Entomology, Fairchild Hall, Kansas State Univ., Manhattan, Kansas, USA
 Palmén Ernst, Prof. Dr., Zoolog. Inst. Helsinki, P. Rautatiek 13, Finnland
 Panouse Jean B., Prof. Dr., Lab. de Zoologie. Inst. scientifique chérifien, Faculté des Sciences, Ave. Biarnay, Rabat, Marokko
 Panouse Louise M., Mrs., Rabat, Marokko
 *Paulian Renaud M. A., Prof. Dr., Inst. de Recherche Scientifique, BP. 434, Tananarive, Madagascar
 *Pavan Mario, Prof. Dr., Cattedra di Entomologia Agraria dell'Univ. di Pavia, P. Botta 10, Italia
 Paviour-Smith Kitty, Dr., Bureau of Animal Population, Oxford Univ., Botanic Garden, High Street, Oxford, England
 *Pavlov Pavel, Prof. Dr., Hygienisches Inst. d. Zootechnisch. Fak. „Dragan Zankov“, 8. Sofia, Bulgarien
 Pavlovskaja-Bychoskaja Irina, Dr., Miss, Leningrad B-164, UdSSR
 *Pavlovsky Eugeny, Dr., Zoological Inst. d. Akad. of Science of UdSSR, Leningrad B-164, UdSSR
 Payne Nellie M., Dr., Velsicol Chemical Corporation, 330 East Grand Ave., Chicago 11, Ill., USA
 Paysen Edith, Miss, München, BRD
 Pearson E. M., Mrs., London SW. 7, England
 *Pearson Eric O., Mr., Commonwealth Inst. of Entomology, c/o British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Rd., London SW. 7, England
 Pearson Ronald G., Mr., Sub-Dept. of Quarternary Research Botany School, Downing Street, Cambridge, England
 Peez Alexander, Dipl.-Ing., Kassianstr. 14, Brixen-Bressanone, Italia
 Peez Elisabeth, Miss, Brixen, Italia
 Peez-Gerliczy Alexandrine, Mrs., Brixen, Italia
 Peffly Christel M., Mrs., Dhahran, Saudi Arabia
 *Peffly Robert L., Dr., Arabian American Oil Com., Dhahran, Saudi Arabia
 Peham Hubert, Prof. Dr., Biol. Inst., Mediz. Fak., Lipiceva 2, Ljubljana, Jugoslawien
 Persson Per Inge, Mr., Zoolog. Inst., Lund, Schweden
 Perttunen Vilho H. J., Dr., Mäntytie 17 B 17, Helsinki, Finnland
 Peters Ruth, Mrs., Konedobu, Papua
 Peters Wallace, Dr., Dept. of Public Health, Konedobu, Papua
 Peters Werner, Dr., Berlin-Zehlendorf, Mörchinger Straße 26, Deutschland
 Peters William L., Mr., Division of Biology, Univ. of Utah, Salt Lake City, Utah, USA
 Petersen Børge, Dr., Zoologisk Museum, Krystalgade, Kopenhagen, K., Dänemark
 Petersen Günther, Dr., Berlin-Friedrichshagen, Werlseestr. 5, Deutschland
 Petersen Janet, Miss, Imperial College, Field Station, Silwood Park, Sunninghill near Ascot, Berks, England
 Peterson Alvah, Prof. Dr., The Ohio State Univ., Dept. of Zoology and Entomology, Columbus 10, Ohio, USA
 Peterson Helene H., Mrs., Columbus 10, Ohio, USA
 *Petrik Cvijeta, Ing., Novi Sad, Maksima Corkog 30, Jugoslawien
 *Philip Cornelius B., Dr., Rocky Mountain Lab., USPHS, Hamilton, Montana, USA
 Philip C. B., Mrs., Hamilton, Montana, USA
 Phipps George, Mr., Freetown, Sierra Leone
 Phipps John, Mr., Fourah Bay College, Freetown, Sierra Leone
 Phipps R. G. E., Mrs., Freetown, Sierra Leone
 Phipps Sidney, Mr., Freetown, Sierra Leone
 Pickett A. D., Dr., 183 Main Street, Kentville, N. S., Canada
 Pickett Virginia T., Mrs., Kentville, N. S., Canada
 Pierre Franklin, Mr., 45 bis Rue de Buffon, Paris Ve, France

- *Pieters Ir. A. J., Mr., Apollolaan 151, Amsterdam-Z., Holland
- *Pintera Albert, Mr., Prag 6, Na Karlovce 1, ČSR
- Pinton Coelho Heitor Fernanda, Miss, Lab. de Biocoenotique et de Lutte Biol., La Minière par Versailles, (S.-et-O.) France
- Plapp Frederick W., Jr., Dr., Entomol. Res. Div., P. O. Box 332, Corvallis, Oregon, USA
- Plasterk Klaus J., Mr.; Verlag Dr. W. Junk, Van Stolkweg 13, Den Haag, Holland
- Plat Josette, Mrs., Museum National d'Histoire Naturelle, Lab. d'Agronomie Tropicale, 57 Rue Cuvier, Paris V^e, France
- Pleskot Gertrude, Prof. Dr., Wien XVIII, Pötzleinsdorfer Straße 94, Österreich
- Poláček Vladimír B., Dr., ul. Pionýru 601/I, Brandýs nad Labem, ČSR
- Polas-Belcourt Jacques, Dr., Inst. de Biologie et Hygiene, Univ. de Montreal, Montreal, Canada
- Polas-Belcourt J., Mrs., Montreal, Canada
- Polter W., Dr., Biologisches Inst., Mitschurinstr. 23, Novosibirsk, UdSSR
- *Popham Edward James, Dr., 132 Preston New Rd., Blackburn, Lancashire, England
- *Popov Vladimir, Prof. Dr., Zoological Inst., Academy of Sciences, Leningrad B-164, UdSSR
- Popp Egon, Dr., München 19, Menzingerstr. 67, BRD
- *Porzer Walter, Dr., Wien I, Schubertstr. 14, „Shell“, Österreich
- Possompés Bernard, Prof., Faculté des Sciences de Paris, 1 Rue Guy de la Brosse, Paris V^e, France
- Possompés, Mrs., Paris V^e, France
- *Postner Max, Dr., München 13, Amalienstr. 52, GG., Inst. f. angew. Zoologie, Deutschland
- *Potter Charles, Dr., Rothamsted Exp. Station, Harpenden, Herts., England
- *Powning Rodney Francis, Mr., Inst. of Microbiology Rutgers Univ., New Brunswick, N. S., USA
- Praetorius Mr., Inst. f. angewandte Zoologie, Univ. Würzburg, BRD
- *Pratt John J. jr., Dr., HQ Quartermaster Research and Engineering Command, US. Army, Natick, Mass., USA
- *Pravdin F., Dr., Pädagogisches Inst. Zoologie, Jaroslawska 14, Moskau 1, UdSSR
- *Prebble Malcolm L., Dr., Forest Biology Div., Research Branch, K. W. Neatby BLDG., Annex, Central Exp. Farm, Ottawa, Ont., Canada
- Pretzmann Gerhard, Dr., Wien I, Naturhist. Museum, Österreich
- Prevosti A., Centro de Genética, Animal y humana, Univ. Barcelona, Spanien
- Priesner Gertrud, Mrs., Linz/Donau, Österreich
- Priesner Hermann, Prof. Dr., Linz/Donau, Rudolfstraße 36/I, Österreich
- *Prigent Jean-P., Mr., 37 Boulevard de Chézy, Rennes, Ille et Vilaine, France
- Principi Maria M., Prof. Dr., Istituto di Entomologia della Univ. degli Studi di Bologna, Via Filippo Re 6, Bologna, Italia
- Pringle John William S., Dr., Dept. of Zoology, Cambridge, England
- Pringle, Mrs., Cambridge, England
- Prinz Jakob, Prof. Dr., Kischinew, Lenin-Prospect 154, 4, UdSSR
- Pujol R., Dr., Entomologie Tropicale, 57 Rue Cuvier, Paris V^e, France
- Quate Larry W., Dr., Bishop Museum, Honolulu 17, Hawaii
- Quate L. W., Mrs., Honolulu 17, Hawaii
- Quednau Wolfgang, Dr., Berlin, Deutschland
- Quentin St. Douglas, Dr., Wien XVIII, Richard-Kralik-Platz 2, Österreich
- *Quinet Maria Louise, Dr., 48 Rue Vavin, Paris VI^e, France
- *Rabe Walther, Dr., Farbenfabrik Bayer, Leverkusen, Deutschland
- *Rageau Jean, Mr., 15 Rue Ruhmkorff, Paris 17^e, France
- Ragg D., Miss, Dept. of Agriculture, Box 36, G. P. O., Sydney, Australia
- *Ragge David Robert, Dr., British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Rd., London SW. 7, England
- Ragge R. G. M., Mrs., London SW. 7, England
- *Rainey Reginald Charles, Dr., 8, Murray Crescent, Pinner, Middlesex, England
- Rajindarpal Pal, Dr., Malaria Inst. of India, Delhi, Indien
- Raley T. G., Mr., Selma, USA
- Rao V. P., Dr., Commonwealth Inst. of Biological Control, Indian Station, Rellory Rd., P. O. Box 112, Bongalore (1), Indien
- *Raw Frank, Dr., Entomology Dept., Rothamsted Exp. Station, Harpenden, Herts., England
- Raw G. R., Mrs., Harpenden, Herts., England
- Rawlings G. B., Dr., Forest Research Institute, Rotorua, New Zealand
- *Real Pierre J. G., Prof. Dr., I. D. E. R. T., 80 Route d'Aulnay, Bondy (Seine), France

- Real Suzanne, Mrs., Bondy (Seine), France
 Reichert Optische Werke Wien, Wien XVII, Hernalser Hauptstraße 219, Österreich
 Reichl Ernst R., Dr., Linz/Donau, Khevenhüllerstraße 23, Österreich
 Reid John Alexander, Dr., Inst. for Medical Research, Kuala Lumpur, Malaya
 Reid, Mrs., Kuala Lumpur, Malaya
 Reinthal Walfried J., Prof. Dr., Eastern State Hospital, Knoxville, Tenn., USA
 Reisser Hans, Mr., Wien I, Rathausstraße 11, Österreich
 Reissinger Eduard, Dr., Heil- und Pflegeanstalt, Kaufbeuren, BRD
 Reitter Ekkehard, Mr., München 42, Deutschland
 *Reitter Ewald, Mr., Dr., München 42, Agnes Bernauerstraße 106, Deutschland
 Remane Reinhard, Dr., Zoology Inst. d. Univ., Kiel, BRD
 *Remaudière Georges, Inst. Pasteur, 25 Rue du Dr. Roux, Paris 15^e, France
 Remaudière, Mrs., Paris 15^e, France
 *Rembold Heinz, Dr., Max-Planck-Inst. f. Biochemie, München 15, Goethestraße 31, Deutschland
 Rempel Elizabeth, Miss, Saskatoon, Canada
 Rempel Greta, Mrs., Saskatoon, Canada
 *Rempel Jacob G., Prof., Dept. of Biology, Univ. of Saskatchewan, Saskatoon, Canada
 Reno P. J., Mr., c/o Hercules Powder Comp., Naval Stores Dep. Agricultural Chemicals Div.,
 Poo Market Str., Wilmington, Delaware, USA
 Rettenmayer Carl W., Mr., Dept. of Entomology, Univ. of Kansas, Lawrence, Kansas, USA
 Rettenmayer Marian E., Mrs., Lawrence, Kansas, USA
 Rhasis A. Ralou, Dr., Robert College, Bebek, Istanbul, Türkei
 Ribes Jorge, Mr., Urgell 80, Barcelona /11, Spanien
 *Richard Gaston, Prof., Lab. de Biologie, Fac. des Sciences, Rennes (Ille et Vilaine), France
 Richards Dwain W., Prof., Dept. of Zoology, Imperial College, London SW. 7, England
 Richards M. J., Mrs., London SW. 7, England
 Richter Ottokar, Mr., München 9, BRD
 Richter Victor, Mr., München 9, Görzerstraße 52/I, BRD
 Richter Wilhelm, Mr., Naturkundemuseum, Archivstraße 3, Stuttgart, Deutschland
 Rickenbach André, Mr., 6 Rue Gustave Rouanet, Paris 18^e, France
 Rickenbach, Mrs., Paris 18^e, France
 *Rihar Jože, Dr., Kmetipki inst., Slovenije, Ljubljana, Hacnetova 2, Jugoslawien
 Riley George B., Dr., I. C. A.-A. P. O. 254, US. Forces, c/o Postamt 99, Frankfurt/Main,
 Deutschland
 Riley Jean H., Mrs., Frankfurt/Main, Deutschland
 Riley Norman D., Mr., British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Rd., London SW. 7, England
 Riley, Mrs., London SW. 7, England
 Riotte Jules C. E., Very Rev., 218 Bathurst Str., Toronto 2-B, Ontario, Canada
 Ripper Nancy, Mrs., Norfolk, England
 Ripper Walter Eugen, Dr., The Manor, Docking, Kings Lynn, Norfolk, England
 Rivers Claude F., Mr., Agricultural Research Council, Virus Research Unit, Huntingdon Rd.,
 Cambridge, England
 Rivnay Doucie, Mrs., Rehovot, Israel
 *Rivnay Ezekiel, Dr., Agr. Res. Station, Rehovot, Israel
 Roback Selwyn S., Dr., Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 19th 8 Parkway,
 Philadelphia 3, Pa., USA
 Roback, Mrs., Philadelphia, Pa., USA
 *Robert Adrien, Prof., Dept. de Biologie C. O., 6128 Univ. de Montreal, Montreal, Canada
 *Roberts Hywel, Dr., West African T. B. Research Unit, Box 1917, Kumasi Ghana, West Africa
 Rockstein Morris, Prof., Dept. of Physiologie, New York Univ. College of Medicine,
 550 First Ave., New York City 16, N. Y., USA
 *Rodriguez J. G., Dr., Dept. of Entomology, Univ. of Kentucky, Lexington, Kentucky, USA
 Roeder Kenneth D., Prof., Dept. of Biologie, Tufts Univ., Medford 55, Mass., USA
 Roessler Peter, Dr., Tropenmedizinisches Institut der Universität Tübingen, BRD
 *Rohdendorf Boris B., Prof. Dr., Paläontologisches Inst. d. Akad. d. Wiss., Moskau W-71,
 Lenin Prospect 33, UdSSR
 Rohrmüller-Kraitmair Maxi, Miss
 *Roth Paul, Mr., „La Lézardière“ Chemin Béziou-Pau (Basses Pyrénées), France
 Rothert Helmut, cand. rer. nat., Berlin-Siemensstadt, Dihlmannsstr. 14, Deutschland
 *Rothfels Klaus H., Prof., Dept. of Botany, Univ. of Toronto, Toronto, Ontario, Canada
 Rothschild Miriam, Hon. Mrs., Ashton, Peterborough, England
 Rothschild de Alix, Baroness, Peterborough, England
 *Roudier Adrien Jean, Ing. Dr., 6, Square Georges Lesage, Paris XII^e, France

- Roudier Marg., Mrs., Paris XII^e, France
 Rousseau Raymond, Prof., Dingy-en-Vuache, par Valleiry (Hte. Javire), France
 Rousseau, Mrs., Dingy-en-Vuache, par Valleiry (Hte. Javire), France
 Roy Jacqueline, Mrs., Dakar, Africa
 *Roy Roger, Mr., Section Entomologie, Inst. français d'Afrique Noire, Bl. 206, Dakar, Africa
 Ruckes Herbert, Prof. Dr., American Museum of Nat. Hist., New York City, N. Y., USA
 Ruckes, Mrs., New York City, N. Y., USA
 *Rudinsky Julius A., Prof. Dr., Entomology Dept., Oregon State College, Corvallis, Oregon, USA
 Rudinsky, Mrs., Corvallis, Oregon, USA
 Russ Kurt, Dr., Wien II, Trunnerstraße 1—5, Österreich
 Ruttner Friedl, Doz. Dr., Biologische Station Lunz/See, Österreich
 Ryberg O. E., Dr., Biological Inst., State College Alnarp, Schweden
- Sabrosky Curtis W., Mr., US. Dept. of Agriculture, c/o Division of Insects, US. National Museum, Washington 25, D. C., USA
 Sachtleben Hans, Prof. Dr., Berlin-Friedrichshagen, Josef Nawrocki Str. 10, Deutschland
 Sacktor Bertram, Dr., Directorate of Medical Research, Army Chemical Center, Maryland, USA
 Sacktor B., Mrs., Maryland, USA
 Salfi Maria, Mrs., Napoli, Italia
 Salfi Mario, Prof., Istituto e Museo di Zoologia dell'Univ., Via Mezzocannone 8, Napoli, Italia
 *Samedov Nijazi Gamidovic, Mr., Baku 73, 6 Chrebtovostraße 5, Inst. f. Zoologie d. Wiss., Azerbeidschan, UdSSR
 Sampaio Eduardo J., Mr., Lissabon, Portugal
 *Samšínák Karel, Dr., Biol. Inst. ČSAV, Praha 6, Na cvičišti 2, ČSR
 Samšínáková A., Dr., Mrs., Praha 6, Na cvičišti 2, ČSR
 Sanborn Richard C., Prof. Dr., Dept. of Biological Sciences, Purdue Univ., Lafayette, Ind., USA
 *Sandner Henryk, Prof. Dr., Rynek Nowego Miasta 25, Warszawa, Polen
 Sardesai Jaivant B., Mr., Largo dos Santos 3, 3^o Lisboa, Portugal
 *Sasse Klaus, Dr., Köln-Stammheim, Wolfskaul 1, Deutschland
 Sasse, Mrs., Köln-Stammheim, Wolfskaul 1, Deutschland
 Sattler Klaus, Dr., München 19, Zool. Staatssammlung, Menzingerstraße 67, Deutschland
 Sauerländer Siegfried, Mr., Würzburg, Ernst-Reuter-Straße 17, BRD
 *Saul George B., Dr., Zeppelinstraße 7, Zürich, Schweiz
 Saul Sue W., Mrs., Zeppelinstraße 7, Zürich, Schweiz
 Sauter Willi, Dr., Entomologisches Inst. d. ETH, Universitätsstr. 2, Zürich, Schweiz
 *Scanlon John E., Dr., 8500 New Hampshire Ave., Silver Spring, Maryland, USA
 *Šcepetilnikova W., Mrs., Inst. f. Pflanzenschutz, Herzenstr. 42, Leningrad, UdSSR
 Schedl Charlotte, Dr., Österr. Ges. f. Holzforschung, Wien III, Arsenal/Objekt 212, Österreich
 Schedl Karl E., Prof. Dr., Lienz, Pfarrgasse 19, Osttirol, Österreich
 Scheerpeltz Otto, Prof. Dr., Wien VII, Neustiftgasse 121/19, Österreich
 *Scherer Gerhard, Dr., Museum G. Frey, Entomologisches Inst., Tutzing bei München, Deutschland
 Scherf Heinz, Dr., Zool. Inst. d. Univ., Giessen/Lahn, Ludwigstr. 23/II, BRD
 *Scheurer Stephan, Dr., Halle/Saale, Domplatz 4, Zool. Inst., Deutschland
 *Schiemenz Hans, Dr., Inst. f. Landesforschung u. Naturschutz der DAL, Zweigstelle Dresden, Dresden A 16, Stübelallee 2, Deutschland
 Schilder Franz-Alfred, Prof. Dr., Halle/Saale, Schleiermacherstr. 19, Deutschland
 Schildknecht Helga, Mrs., Erlangen, Ebrarstr. 13, Deutschland
 Schildknecht Hermann, Dr., Erlangen, Ebrarstr. 13, Deutschland
 Schindler Ulrich, Dr., Niedersächsische Forstliche Versuchsanst., Göttingen, Königsallee 221/84, Deutschland
 Schmidt Fred H., Mr., Dept. of Entomology, Univ. of Illinois, Urbana, Ill., USA
 *Schmidt Gerhard, Dr., Würzburg, Ludwigstr. 11, Deutschland
 Schmidt Günter, Mr., Lübeck, Moislinger Allee 61 d, Deutschland
 Schmidt Johannes, Dr., Deutschland
 Schmidt Ursula, Mrs., Würzburg, Ludwigstr. 11, Deutschland
 *Schmitz Hermann S. J., Dr., Aloisius Kolleg, Bad Godesberg, BRD
 *Schneider Fritz, Dr., Eidg. Versuchsanstalt f. Obst-, Wein- und Gartenbau, Wädenswil, Schweiz
 Schneider, Mrs., Wädenswil, Schweiz

- *Schneiderman Howard, Prof., Dept. of Zoology, Cornell Univ., Ithaca, N. Y., USA
 Schoeller Jeanne, Mrs., Lab. de Zoologie, 40 Rue Lamartine, Talence, France
 Schönmann Rudolf, Dr., Naturhist. Museum, Wien I, Burgring 7, Österreich
 Schreier Otto, Dr., Wien II, Trunnerstr. 1—5, Bundesanstalt f. Pflanzenschutz, Österreich
 Schremmer Friedrich, Prof. Dr., Wien IV, Heumühlgasse 18/6, Österreich
 Schröder Heinz, Dr., Frankfurt/Main, Senckenberg-Anlage 25, Deutschland
 *Schtschepetilnikova V. A., Inst. f. Pflanzenschutz, Leningrad, Herzenstr. 42, UdSSR
 Schubert Paul, Dr., Biologische Station Neusiedl am See, Burgenland, Österreich
 *Schweiger Harald, Dr., Wien I, Herrengasse 9, Niederösterreichisches Landesmuseum, Österreich
 Schweiger, Mrs., Wien, Österreich
 *Schwerdtfeger Fritz, Prof. Dr., Göttingen, Königsallee 221, Geb. 84, Deutschland
 Scott Hugh, Dr., Ancastle Cottage, Gravel Hill, Henley-on-Thames, England
 *Scudder Geoffrey G. E., Dr., Dept. of Zoology, Univ. of British Columbia, Vancouver 8, B. C., Canada
 Sebrell Kenneth, Mr., New York, USA
 *Šedivý Josef, Dr., Forschungsinstitut f. Pflanzenschutz, Praha 12, Slezská 7, ČSR
 Sedlag Ulrich, Dr., Greifswald, Zoologisches Inst., BRD
 Selga Serra Dolores, Miss, Inst. de Biologia Aplicado, Univ. Barcelona, Spanien
 Servadei Antonio, Prof., Via Gradenigio 6, Padova, Italia
 Servadei Letizia, Mrs., Padova, Italia
 Seydel Charles, Mr., B. P. 712, Elisabethville, Congo
 Shanahan Gregory James, Mr., Dept. of Agriculture, Box 36, G. P. O., Sydney, N. S. W., Australia
 *Sharov Alexander G., Dr., Palaeontological Inst. of the Academy of Sciences of the UdSSR., Leninsky Prospect 33, Moskau W-71, UdSSR
 *Sharova Inessa Chr., Mrs., Chair of Zoology, Moscow State V. 1, Lenin Pedagogical Inst., 1st Jaroslavskaja 14, corp. 5, Moskau, UdSSR
 *Shavit Amos, Mr., c/o Paz Chemicals Ltd., 72 Ibn Gvirol Street, Tel-Aviv, Israel
 *Sheals John Gordon, Dr., Zoology Dept., British Museum (Nat. Hist.), Cromwell Rd., London SW. 7, England
 Shenefelt A. D., Mr., Wisconsin University, Madison, Wisc., USA
 Shieh Jean C. C., Miss, National Taiwan Univ., Dept. of Zoology Republic of China, Taiwan, China
 Short John Robert Th., Dr., Natural Hist. Dept., Marischal College, Aberdeen, Scotland
 *Shulov Aharon, Dr., The Hebrew Univ., Jerusalem, Israel
 Shulov, Mrs., Jerusalem, Israel
 *Silhavý Vladimír, Dr., Stařeč u Třebíče 3, ČSR
 Silva Dias José Carlos, Mr., Estacao Agronomica Nacional, Sacavem, Portugal
 *Silva Gabriel M., Mr., Avenida Saca-Dura Cabral, 26—2^o—D, Lisboa, Portugal
 Silva Joana M., Mrs., Lisboa, Portugal
 Silva Maria Amelia M., Mrs., Lisboa, Portugal
 *Silveira Guido A., Ing., Av. Garzon 780, Montevideo, Uruguay
 *Simacek Ladislaus A., Mr., Landesinnung d. Schädlingbekämpfung, Wien I, Weihburggasse 4, Österreich
 Simeone Henrietta E., Mrs., Syracuse 10, New York, USA
 Simeone John B., Dr., New York State College of Forestry, Syracuse 10, New York, USA
 *Simmonds Frederick John, Dr., Commonwealth Inst. of Biological Control, K. W. Neatby Building, Carling Ave., Ottawa, Canada
 Simon F., Dr., Cyanamid, München, Deutschland
 *Simon F. Juan E., Mr., Dept. of Entomologia, Estación Exp. Agricola de La Molina, Apartado 2791, Peru
 *Sinnecker Herbert, Dr., Berlin-Weißensee, Klement-Gottwald-Allee 317—321, Deutschland
 *Sisojević Pelagija, Miss, Ing., Beograd, ulica 29 Novembar br. 100, Jugoslawien
 Skell Fritz, Prof. Dr., Zoologisches Inst. der Univ., Münster i. W., BRD
 *Skuhřavý Václav, Dr., Entomologisches Lab. d. ČSR. Akademie d. Wiss., Viničná 7, Praha 2, ČSR
 Slater James A., Prof., Dept. of Zoology and Entomology, Univ. of Connecticut, Storrs, Conn., USA
 Slifer Eleanor H., Dr., Miss, Dept. of Zoology, Univ. of Iowa, Iowa City, Iowa, USA
 *Smallman Beverley N., Dr., Research Branch, Dept. of Agriculture Exp. Farm, Ottawa, Canada
 Smallman B. N., Mrs., Ottawa, Canada
 Smart John, Dr., Dept. of Zoology Univ. of Cambridge, Downing Street, Cambridge, England
 Smetana Aleš, Dr., U vršovického nádraží 12, Praha 13, ČSR

- *Smith Carroll N., Dr., 612 W. Stetson Ave., Orlando, Florida, USA
 Smith Dorothy K., Mrs., Beltsville, Md., USA
- *Smith Edward H., Prof. Dr., New York State Agr. Exp. Station, Cornell Univ., Geneva, N. Y., USA
- *Smith Floyd F., Dr., U. S. D. A., Entomology Research Division Beltsville, Md., USA
 Smith Kenneth M., Dr., Virus Research Unit Huntingdon Rd., Cambridge, England
 Smith, Mrs., Cambridge, England
 Smith Lester W., Mr., Cosmos Travel Bureau, Inc., 45 West, 45th Street, New York 36, N. Y., USA
- Smith Lois K., Dr., Apt. 28, 1000 Silver St., Ottawa, Ontario, Canada
 Smith Marion E., Miss, Dept. of Entomology, Univ. of Massachusetts, Amherst, Mass., USA
- *Smith Philip W., Mr., Wisconsin Dept. of Agr., 448 W, Washington Ave., Madison 3, Wisconsin, USA
- Snyder Thomas E., Dr., The Smithsonian Inst., US. National Museum, Division of Insects, Washington 25, D. C., USA
 Snyder Th. E., Mrs., Washington 25, D. C., USA
- Soeires de Gouveia Artur J., Mr., Largo de Santos 3, 3^o Lisboa, Portugal
 Soeires de Gouveia Maria L., Mrs., Lisboa, Portugal
- *Soendergaard Erik, Mr., c/o Kemisk Vaerk KOEGE A/S, Overgaden neden Vandet 39, Kopenhagen K., Dänemark
- Sokal Julie C., Mrs., Lawrence, Kansas, USA
 Sokal Robert R., Dr., Dept. of Entomology Univ. of Kansas, Lawrence, Kansas, USA
- *Solomon Maurice E., Mr., Agricultural Research Council Pest Infestation Lab., London Rd., Slough, Bucks, England
- Sömme Lauritz, Mr., The Norwegian Plant Protection Inst., Division of Entomology, Vollebakk, Norwegen
- Southwood Thomas Richard E., Dr., Imperial College, Field Station, Univ. of London, Ascot, Berks., England
- Soyer Bernard, Mr., 12 Bd. G. Cremieux, Marseille 8e, France
 Soyer, Mrs., Marseille 8e, France
- *Speich Hans, Dr., Schulackerstraße 23, Münchenstein I, BL., Schweiz
 Speich Rosmarie, Mrs., Münchenstein I, BL., Schweiz
- Spencer Kenneth A., Mr., 19, Redington Rd., London NW. 3, England
 Staffe M., Mr.
- Stafford G. E., Mrs., New York, USA
- *Stammer Hans-Jürgen, Prof. Dr., Erlangen, Universitätsstraße 19, Zoolog. Inst., Deutschland
- *Stannard Lewis J., Dr., 1205 E, Penna Ave., Urbana, Ill., USA
 Stannard Mabel, Mrs., Urbana, Ill., USA
- *Stapley James Henry, Mr., Round Windows, Headly Down, Bordon, Hants., England
 Stapley M. D., Mrs., Bordon, Hants., England
- Stay Barbara, Dr., The Biological Labs., Harvard Univ., Cambridge 38, Mass., USA
 Steel Anne Charlotte, Mrs., Sunninghill, Ascot, Berks., England
 Steel William Owen, Mr., Imperial College, Field Station, Silwood Park, Sunninghill, Ascot, Berks., England
- *Stefanov Dimitar, Prof. Dr., Forsttechnische Hochschule, Sofia, Derwenitza, Bulgarien
- *Steffan August Wilhelm, Dr., Limnologische Station d. Hydrobiologischen Anst. d. MPG, Schlitz in Hessen, BRD
- Stegwee Afke, Mrs., Wageningen, Holland
 Stegwee Durk, Dr., Lab. voor Entomologie, Binnenhaven, Wageningen, Holland
- Stein Wolfgang, Dr., Giessen, Ludwigstraße 23, Inst. f. Phytopathologie, Deutschland
- Stejskal Metoděj, Mr., Facultad de Agronomia, Univ. Central, Maracay, Venezuela
- *Stell Gerlad, Mr., c/o Watson 40, Talisman Ave., Galashiels, Scotland
 Stell G., Mrs., Galashiels, Scotland
- *Stempffer Henri, Mr., 4 Rue St. Antoine, Paris 4^e, France
 Stempffer Yvonne, Mrs., Paris 4^e, France
- *Stenmark Claes Gustaf Arnold, Mr., Statens Växtskyddsanstalt, Solna 7, Schweden
 Stenram Hakan, Mr., Zoological Inst., Dept. of Entomology, Lund, Schweden
- *Stephens June M., Miss, Dept. of Bacteriology, London School of Hygiene, Keppel Street, London WC. 1, England
- Sterzl Otto, Mr., Wien XIII, Lainzerstraße 126, Haus 2, Tür 3, Österreich
- *Stock Alexander, Prof. Dr., Dept. of Zoology, The Univ. of New England, Armidale, N. S. W., Australia
 Stock S., Mrs., Armidale, N. S. W., Australia
- Stohler Harro Rudolf, Dr., c/o Hoffmann-La Roche and Co., Basel, Schweiz

- *Strandtmann Russell Wm., Prof., Dept. of Biology, Texas Technological College, Lubbeck, Texas, USA
 Strandtmann R. W., Mrs., Lubbeck, Texas, USA
 Strenger A., Prof. Dr., Zoolog. Inst. Univ. Wien, Österreich
 *Strickland Arthur Herbert, Mr., Plant Pathology Lab., Ministry of Agricult., Hatching Green, Harpenden, Herts., England
 Strid Gulli, Mrs., Stockholm, Schweden
 Strid K. Olof H., Captain, Anticimexbolagen, 46 Vasagatan, Stockholm, Schweden
 Strohecker H. F., Dr., London, England
 Strohecker, Mrs., London, England
 Strouhal Hans, Prof. Dr., Naturhistorisches Museum, Wien I, Burgring 7, Österreich
 Strübing Hildegard, Dr., Berlin-Steglitz, Am Fenn 17, Deutschland
 Struck Eva, Dipl.-Biol., Inst. f. Genetik d. Freien Univ. Berlin, Berlin-Dahlem, Rudeloffweg 9, Deutschland
 Stubbe Teglbjaerg Erik, Mr., Lindholmsvej 11, Kopenhagen, Brh., Dänemark
 *Stuckenberg Brian Roy, Mr., c/o Natal Museum, Loop Street, Pietermaritzburg, South Africa
 *Stürckow Brunhild, Dr., (18) Homburg/Saar, Inst. f. Physiologie, Deutschland
 *Stys Pavel, Dr., Katedra systematické zoologie, Viničná 7, Praha II, ČSR
 Sullivan Daniel J., S. J., Pater, Jesuitenkolleg, Innsbruck, Sillgasse 6, Tirol, Österreich
 *Sullivan Robert L., Dr., Dept. of Entomology, Univ. of Kansas, Lawrence, Kansas, USA
 *Sun Y. P., Dr., Shell International Chemical Company, St. Swithin's House, St. Swithin's Lane, London EC. 3, England
 Superer R., Prof. Dr., Tierärztliche Hochschule, Wien III, Linke Bahngasse, Österreich
 *Sušec-Michieli Štefan, Dr., Biološki inst., Ljubljana, Cosposka 13, Jugoslawien
 *Swan Duncan Campell, Mr., Waite Agricultural Research Inst., Univ. of Adelaide, Adelaide, South Africa
 Swan D. C., Mrs., Adelaide, South Africa
 *Sy Max, Dr., Düsseldorf, Feuerbachstraße 73, Deutschland
 Sylvén Brita, Mrs., Lund, Schweden
 Sylvén Nils Edvard H., Dr., Dept. of Entomology, Zoological Inst., University Lund, Schweden
 *Syme Jan Alexander H., Mr., Shell International Chemical Company, Ltd., St. Swithin's House, St. Swithin's Lane, London EC. 3, England
 Szabo Jenő, Dr., Staatliches Inst. f. Hygiene, Budapest IX, Gyáli-ut. 2—6, Ungarn
 *Székessy Vilmos, Dr., Budapest VIII, Baross-utca 13, Ungarn
 Szelényi v. G., Dr., Forschungsinst. f. Pflanzenschutz, Budapest II, Hermán Ottó u. 15, Ungarn
 Szent-Ivány Joseph Julius H., Dr., Dept. of Agriculture, Stock and Fisherie, Port Moresby, Territory of Papua
 Szent-Ivány Maria Louise, Mrs., Port Moresby, Territory of Papua
 Szumkovski Vaclav, Dr., Apartado 8, Maracay (Aragua), Venezuela
 Tadić Milorad, Dr., Lab. for Biological Control, Zemun, Banatska 33, Jugoslawien
 *Tahvonen Eino, Mr., Teljäntie 9 A 9, Helsinki, Finnland
 Tahvonen Etel, Mrs., Helsinki, Finnland
 *Talhok Abdul Mon'im S., Prof., American Univ., Beirut, Lebanon
 Tams Willie Horace Th., Mr., 20, Ranelagh Ave., Fulham, London SW. 6, England
 Tambs-Lyche Bente, Miss, Espegrend, Norwegen
 Tambs-Lyche Hans, Mr., Biologisk stasjon, Espegrend, Norwegen
 Tambs-Lyche Harald, Mr., Espegrend, Norwegen
 Tambs-Lyche Helene, Mrs., Espegrend, Norwegen
 Tanasijević Nikola, Dr., Payaprivredni Fakultet, Dept. of Entomology, Inst. of Entomology, Zemun, Jugoslawien
 *Tannert Waldemar, Dr., Inst. f. Zoologie an der Landw. Fak. der Humboldt-Univ. zu Berlin, Berlin N 4, Invalidenstraße 42, Deutschland
 Tarshis I. Barry, Dr., Dept. of Entomology, Univ. of California, Los Angeles 24, California, USA
 *Taufflieb Roger Henri, Dr., und Frau, Montfort l'Amaury, S.-et-O., France
 Taylor Jean M., Mrs., Harpenden, Herts., England
 *Taylor Lionel Roy, Mr., Rothamsted Exp. Station, Harpenden, Herts., England
 Taylor P., Miss, Dept. of Agriculture, Box 36, G. P. O., Sydney, N. S. W., Australia
 *Taylor Thomas H. C., Dr., Anti-Locust Research Centre, 1 Princes Gate, London SW. 7, England
 Taylor Th., Mrs., London SW. 7, England

- Teichert Manfred, Dr., Halle/Saale, Emil-Abderhalden-Straße 20, Deutschland
- *Templin Eugen, Dr., Inst. f. Forstwiss., Tharandt, Abt. Forstschutz gegen tierische Schädlinge, Tharandt, Dippoldiswalder Straße 21, Deutschland
- Teofilović Ž., Ing., Zavod za Ratarstvo, Kragujevac, Jugoslawien
- *Terterian Akop, Mr., Zoological Inst. of Akad. of Sciences of Armenian SSR, Erevan, Avanskoe Shosse 20, UdSSR
- Tesař Z., Mr., ČSR
- Thalenhorst Walter, Dr., Göttingen, Königsallee 221/84, Deutschland
- Théodoridès Jean, Dr., Lab. d'Evolution, 105 Bd. Raspail, Paris 6^e, France
- Thiele Elke, Mrs., Köln, Deutschland
- *Thiele Hans-Ulrich, Dr., Zoologisches Inst. d. Univ., Köln, Kerpenerstraße 13, Deutschland
- *Thiem Erich, Dr., Berlin-Kleinmachnow, Märkische Heide 38, Deutschland
- *Thomas Ieuan, Dr., Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Hook Rise, Tolworth, Surbiton, Surrey, England
- Thompson C. G., Mr., Insect Pathology Lab., Agricultural Research Center, Beltsville, Maryland, USA
- *Thompson Gerald Harvey, Mr., Dept. of Forestry, Univ. of Oxford, England
- Thomson R. H., Dr., Chemistry Dept., Univ. of Aberdeen, Aberdeen, Scotland
- *Thorsteinson Asgeir Jonas, Prof. Dr., Dept. of Entomology, Univ. of Manitoba, Winnipeg, Canada
- *Tielecke Hans, Dr., Magdeburg-Cracau, Brandtstraße 39, Deutschland
- *Tilemans Em. M. J., Prof. Dr., Station de Phytopharmacie de l'Etat, Gembloux, Belgien
- Tischler Ursula, Mrs., Kiel, Deutschland
- Tischler Wolfgang, Prof. Dr., Kiel, Flensburger Straße 99, Deutschland
- Titschack Erich, Prof. Dr., Hamburg 26, Jordanstraße 13, Deutschland
- *Todd Frank Edward, Prof., US. Dept. of Agriculture, Res. Serv., Ent. Res. Division, Bee Culture Research Investigations, c/o College of Agriculture, Univ. of Arizona, Tucson, Arizona, USA
- *Toledo Piza de Salvador, Prof. Dr., Escola Superior de Agricultura Luiz de Queiroz, R. D. Pedrott 970, Piracicaba (S. Paulo), Brasil
- Torossian Claude, Mr., 15 Allées Frédéric Mistral, Toulouse, France
- *Torres Belindo Adolfo, Prof. Dr., Facultad de Ciencias Naturales y Museo, La Plata, Argentina
- Torres D. Salvador Vicente Peris, Consejo Superior de Investigaciones Scientificas, Serrano 117, Madrid, Spanien
- Tortonese Enrico, Prof., Museo di Storia Naturale, Via Brigata Liguria 9, Genova, Italia
- Tottenham Charles Edward, Rev., 39 Eltisley Ave., Cambridge, England
- Toumanoff C., Prof., Paris, Frankreich
- Townes Henry, Dr., Museum of Zoology, Univ. of Michigan, Ann Arbor, Michigan, USA
- *Traboulsi Riad, Mr., Inst. de Recherches Agronomiques, Rayak, Libanon
- *Trapido Harold, Dr., The Rockefeller Foundation, Virus Research Centre, P. O. Box 11, Poona I, India
- *Treat Asher E., Dr., Dept. of Biology, The City College, New York 31, N. Y., USA
- Treherne John E., Dr., Unit of Insect Physiology, Dept. of Zoology, Cambridge, England
- Treherne J. E., Mrs., Cambridge, England
- Tremblay Ermenegildo, Dr., Istituto di Entomologia della Univ., Portici (Napoli), Italia
- Tremblay Maria, Mrs., Portici (Napoli), Italia
- Tröger Ernst-Joachim, Mr., Erlangen, Zoologisches Inst., Universitätsstraße 19, Deutschland
- *Tscherepanov Aleksei I., Dr., Biologisches Inst. Nowosibirsk, Mitschurinstraße 23, UdSSR
- *Tshernova Olga A., Dr., Katheder d. Entomologie d. Moskauer Univ., Leninskie Gory, Moskau W-234, UdSSR
- Turner Neely, Mr., The Connecticut Agricultural Exp. Stat., Box 1106, New Haven 4, Conn., USA
- Turner, Mrs., New Haven 4, Conn., USA
- *Tuxen Søren, Ludvig, Dr., Zoologisk Museum, Kopenhagen, Dänemark
- Tzanakakis Minos E., Dr., Dragoumi Str. 42, Athen, Griechenland
- Unterstenhöfer Günter, Prof. Dr., Opladen, Leichlingerstraße 13, Deutschland
- Urbahn Ernst, Dr., Zehdenick/Havel, Poststraße 15, Deutschland
- Urbahn Hertha, Mrs., Zehdenick/Havel, Deutschland
- Urquhart Frederick A., Dr., Royal Museum Ontario, 100 Queens Park, Toronto, Ontario, Canada
- *Utida Syunro, Prof. Dr., Entomological Lab., College of Agriculture, Kyôto Univ., Kyôto, Japan

Uvarov A., Mrs., London, England

Uvarov B. P., Dr., Anti-Locust Research Centre, 1, Prince's Gate, London SW. 7, England

*Vaillant François, Dr., 32, Boulevard Maréchal Foch, Grenoble (Isère), France

Vaillant, Mrs., Grenoble, France

Vallidis P., Prof. Dr., Inst. f. Phytópathologie, Kiphissia-Athen, Griechenland

*Van Buren Norbert B., Mr., California Spray-Chemical CiC, 33 Avenue des Champs Elysées, Paris 8, Frankreich

Van Buren N. B., Mrs., 33, Avenue des Champs Elysées, Paris 8, Frankreich

Van den Bosch Margret, Mrs., Riverside, California, USA

Van den Bosch Robert, Prof. Dr., Dept. of Biological Control, Univ. of California, Riverside, California, USA

*Van den Brande Jozef Frans, Prof., Inst. agronomique de l'Etat, Conpure Gauche 233, Gand, Belgien

Van den Bruel Edmond Walter, Dr., 18, Ave. des Arts, Bruxelles 4, Belgien

*Van der Drift Joseph, Dr., I. T. B. O. N., Kemperbergerweg 11, Arnhem, Holland

*Van der Laan P. A., Dr., Lab. voor Toegepaste Entomologie d. Univ. Mauritskade 59 a, Amsterdam-O., Holland

Van der Vecht Jacobus, Dr., Ryksmuseum van Nat. Hist., Raamsteeg, Leiden, Holland

Van der Vecht-Bourguignon, Mrs., Leiden, Holland

Van der Wiel Pieter, Mr., Utrechtsche weg 366, Doorwerth (Gelderland), Holland

Van der Wiel-Voss G. C., Mrs., Doorwerth (Gelderland), Holland

Van Dinther John Bernardus M., Dr., c/o Lab. voor Entomologie, Gen. Foulkesweg 37, Wageningen, Holland

*Van Eyndhoven Gerard L., Mr., Floraplein 9, Haarlem, Holland

*Vaňková Jiřina, Dr., Biol. Inst., Praha XIX, Na cvičišti 2, ČSR

Van Rossem Gerard, Mr., Boslaan 37, Lunteren, Holland

Van Rossem, Mrs., Lunteren, Holland

Van Tiel Nicolaas, Dr., Woodstock Agricultural Research Centre, Sittingbourne, Kent, England

Van Tiel G. M., Mrs., Sittingbourne, Kent, England

Varley George C., Prof. Dr., University Museum, Oxford, England

Varley, Mrs., Oxford, England

Varma Raja M. G., Dr., c/o Entomology Dept., London School of Hygiene and Tropical Medicine, London WC. 1, England

*Vasiljev V. P., Prof. Dr., Ukrainisches Forschungsinst. f. Pflanzenschutz, Repin-Straße 2, Kiev, UdSSR

*Vayssière Paul, Prof. Dr., 2 Rue du Val de Grâce, Paris V^e, France

Vayssière, Mrs., Paris V^e, France

Veber Jaroslav, RNDr., Na cvičišti 2, Prag 6, ČSR

*Veenstra Ir. H., Dr., Bataafsche Internationale Chemie Mij., N. V., 30 Carel van Bylandtlaan, s'Gravenhage, Holland

*Venturi Filippo, Prof. Dr., Istituto di Entomologia Agraria, della Univ. degli Studi, Pisa, Via S. Michele 2, Italia

*Verbeke Jean, Dr., c/o Porf. Mesnil, 36 Rue de Chêtré Delémont, Schweiz

Verbeke, Mrs., Delémont, Schweiz

Vercauteren Roger Eduard, Dr., Lab. voor Biochemie, Casinoplein 11, Gent, Belgien

Verdier Michel, Mr., Faculté des Sciences, Biologie S. P. C. N., 12 Rue Cuvier, Paris V^e, France

Vestergaard Karen, Miss, Statens Skadedyrlab., Strandvejen 740, Springforbi, Dänemark

Vicini Luciano, Dr., Via Moscova 46/9, Milano, Italia

Vidano Carlo, Dr., Istituto di Entomologia dell'Univ. degli Studi, Torino, Via Pietro Giuria 15, Italia

*Viette Pierre E. L., Mr., Lab. d'Entomologie, Musée National, 45 bis Rue de Buffon, Paris V^e, France

Vignau Janine, Miss, 19 Cours de la Liberation, Bordeaux, Frankreich

*Viktorov G. A., Mr., Inst. f. Tiermorphologie d. Akad. d. Wiss., Moskau B-71, Lenin-Ave. 33, UdSSR

*Villiers André, Dr., Lab. d'Entomologie, Musée National, 45 bis Rue de Buffon, Paris V^e, France

Vinson J., Mr., Natural History Museum, Cromwell Rd., London SW. 7, England

*Vité Jean Pierre, Dr., BTI Forest Research Lab., P. O. Box 1119, Grass Valley/California, USA

Vleugel Dies Arie, Mr., A. de Haenstraat 53, Haag, Holland

Vleugel-van-Maris E. J., Mrs., Haag, Holland

- Vogelsang Enrique G., Prof. Dr., Facultad de Medicina Veterinari, Maracay, East Aragua, Venezuela
- Vola Gera Fiorenzo, Dr., Via Vincenzo Monti 52, Milano, Italia
- *Von Rosen Hans, Dr., Statens Vättskyddsanstalt, Solna 7, Schweden
- Vos Huguette, Prof. Dr., Kirchschatz, N.Ö., Wienerstraße 2, Österreich
- Voß Eduard, Mr., (23) Harderberg 115, über Osnabrück 5, Deutschland
- Voß Ina, Miss, Harderberg, Deutschland
- Vrydagh Jean M., Mr., Inst. Sciences Naturelles, 31 Rue Vautier, Bruxelles, Belgien
- Vrydagh, Mrs., Bruxelles, Belgien
- Vukasović Pavel, Dr., Sekretariat Univ., Beograd, Jugoslawien
- *Wada Shoji, Dr., Landwirtschaftliche u. Technische Hochschule, Tokio, Japan; c/o Zool. Inst. Univ. Würzburg, Röntgenring 10, Deutschland
- Wagener Sigbert, Pater, Dr., 21 a Bocholt i. W., Hemdenerstr. 19, Deutschland
- Wagn Inger, Mrs., Studsgard, Dänemark
- Wagn Ole, Mr., Statens forsøgsstation, Studsgard, Dänemark
- Wagner Eduard, Mr., Hamburg 1 a, 1., Moorreye 103, Deutschland
- Wagner Wilhelm, Dr., Hamburg-Fuhlsbüttel, Farnstraße 36, Deutschland
- *Walker Harry G., Dr., FAO of the U. N., Viale delle Terme di Caracalla, Roma, Italia
- Wallace Portia, Miss, 103 Golders Green Road, London NW. 3, England
- Wallis Robert Charles, Prof. Dr., The Connecticut Agricultural Exp. Station, New Haven, Conn., USA
- Waloff Nadejda, Dr., Dept. of Zoology and Applied Entomology Imperial College, Price Consort Rd., London SW. 7, England
- Waloff Zinaide, Miss, Anti Locust Research Centre, 1 Princes Gate, London SW. 7, England
- Walzhofer Kurt, Mr., (Fa. Emil Arlt) Wien, Österreich
- *Wang Yu-hsi Moltze, Prof. Dr., Dept. of Zoology, National Tai Wan Univ., Tai Wan (Formosa), China
- Warnecke Georg, Dr., (24 a) Hamburg-Altona, Hohenzollernring 32, Deutschland
- Warnecke Margarethe, Mrs., Hamburg, Deutschland
- Warner Rose Ella, Miss, U. S. D. A. Entomology Research Div., US: National Museum, Washington 25, D. C., USA
- Waterhouse Fred L., Dr., Natural History Dept., Queens College Univ. of St. Andrews, Dundee, Scotland
- Waterhouse M., Mrs., Dundee, Scotland
- Waterhouse M. J., Miss, Dundee, Scotland
- Waterhouse S. J., Miss, Dundee, Scotland
- *Waters William E., Dr., 335 Prospect Street, New Haven, Conn., USA
- Waterston Andrew R., Mr., Royal Scottish Museum, Edinburgh, Scotland
- Waterston M. E., Mrs., Edinburgh, Scotland
- Waterston S. M., Miss, Edinburgh, Scotland
- *Way Michael James, Mr., Rothamsted Exp. Station, Harpenden, Herts., England
- Weber Erika, Mrs., (24 b) Schulp über Nortorf, Deutschland
- Weber Hans-Heinrich, Dr., (24 b) Schulp über Nortorf, Deutschland
- Weckering Rudolph, Dr.-Ing., Bého (Gouvy), Belgien
- Weidemann Gerd, Mr., Zool. Inst. d. Univ., Kiel, Hegewischstr. 3, Deutschland
- Weidner Erna, Mrs., Dr., Hamburg 22, Deutschland
- Weidner Herbert, Prof. Dr., Hamburg 22, Uhlandstr. 18/I, Deutschland
- Weindlich Albert R., Dr., 18, Cromford Drive, Napier, Neu-Seeland, c/o Frau Frieda Foscht, Wien IX, Pfluggasse 5/28, Österreich
- Weindlmayr Josef, Dr., Hochschule f. Bodenkultur, Wien XVIII, Gregor-Mendel-Straße, Österreich
- Weirather Leo, Dr., Innsbruck, Seilergasse 7/2, Österreich
- Weis Heinz, Mr., Nürnberg, Bucher Straße 89/I, Deutschland
- Weise Ernst, Mr., (20 b) Braunschweig, Saarbrückenerstraße 268, Deutschland
- *Weiser Jaroslav, Dr., Herálecká 964, Praha 14, ČSR
- *Werner Floyd G., Prof. Dr., 1247 North Warren Avenue, Tucson, Arizona, USA
- Werslir Rita J. D., stud., Unit of Insect Physiology, Entomological Field Station, 34 e, Storey's Way, Cambridge, England
- *Wesselinoff Georgi D., Mr., Geo Milewstraße 39, Sofia 11, Bulgarien
- *Wettstein Sigrid von., Mrs., Forstliches Forschungsinst., Zoolog. Inst., Stockholm 51, Schweden
- Wetzel Rudolf, Prof. Dr., Parasitologisches Inst. Justus Liebig Univ., Giessen, Frankfurterstraße 94, Deutschland
- Weyer Ella, Mrs., Hamburg 4, Deutschland

- Weyer Fritz, Dr., Hamburg 4, Tropeninst., Bernhard-Nocht-Straße 74, Deutschland
- *Wheatley Geoffrey Alvin, Mr., National Vegetable Research Station, Wellesbourne, Warwick, England
- Whitten Joan M., Miss, Dr., Dept. of Biological Sciences, Northwestern Univ., 54, Salisbury Rd., Maesteg, Glamorgan, S. Wales, England
- Wichmand Grete, Mrs., Springforbi, Dänemark
- *Wichmand Hans, Vorsteher, Statens Skadedyrlab., Strandvejen 740, Springforbi, Dänemark
- Wiesmann Elise, Mrs., Basel, Schweiz
- *Wiesmann Robert, Dr. phil., J. R. Geigy A. G., Basel, Schweiz
- *Wigglesworth Vincent Brian, Prof., Dept. of Zoology, Downing Street, Cambridge, England
- Wijnhuijsen Edith, Mrs., Naarden, Holland
- *Wijnhuijsen Richard, Dr., Oud Blaricumweg 32, Naarden, Holland
- Wilbert Hubert, Dr., Bonn, Hohenzollernstr. 6, Deutschland
- *Wildbolz Theodor, Dr., Eidgenössische Versuchsanstalt f. Wein- und Gartenbau, Wädenswil, Schweiz
- Wildbolz-Heiniger Annemarie, Mrs., Wädenswil, Schweiz
- Wille Hans, Dr., Bienenabt. Eidg. Versuchsanstalt, Liebefeld-Bern, Schweiz
- Willemse Cornelis J. M., Dr., Eyselshoven, Canrastraat 67, Holland
- Willemse, Mrs., Eyselshoven, Holland
- Willemse, Miss, Eyselshoven, Holland
- Williams Catherine G., Miss, c/o Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Infestation Control Div. Hook Rise, Tolworth, Surbiton, Surrey, England
- *Williams David W., Dr., Dept. Agriculture for Scotland, East Craigs, Edinburgh 12, Scotland
- Williams Jane R., USA
- Williams Samuel H., Prof. Dr., Zoologisches Inst. d. Univ., Wien, Österreich
- *Wilson Curtis M., Prof., Dept. of Entomology, Purdue Univ., Lafayette, Indiana, USA
- Wilson Kent H., Mr., Dept. of Entomology, Univ. of Kansas, Lawrence, Kansas, USA
- Wilson Nancy, Dr., USA
- Winkler Albert, Dipl.-Kaufm., Wien XVIII, Dittesgasse 11, Österreich
- Wittmer Walter, Mr., Böhlstraße 571, Herrliberg/Zürich, Schweiz
- Wittmer-Heck Inge, Mrs., Herrliberg/Zürich, Schweiz
- Wohlfahrt Paula, Mrs., Würzburg, Deutschland
- Wohlfahrt Theodor, Prof. Dr., Würzburg, Herrnstr. 1/III, Deutschland
- Woke Paul A., Dr., Lab. of Tropical Virology, National Inst. of Health, Bethesda, Maryland, USA
- Woke-Meyer Anna, Mrs., Bethesda, Maryland, USA
- *Wolbarsht Myren Lee, Dr., Naval Medical Research Inst., Bethesda 14, Maryland, USA
- Wolf Erich, Dr., Inst. f. Genetik d. Fr. Univ. Berlin, Berlin-Dahlem, Rudeloffweg 9, Deutschland
- Wolf Käthe, Mrs., Bredstedt, Deutschland
- Wolf Wilhelm, Mr., (24 b) Bredstedt (Kr. Husum), Herrmannstr. 9, Schleswig-Holstein, Deutschland
- Wolfenbarger D. O., Dr., Sub-Tropical Exp. Station, Univ. Florida, Route 1, Box 560, Homestead, Florida, USA
- Wolfsberger Josef, Mr., München 19, Menzingerstraße 67, Zool. Sammlung, Deutschland
- Wolsky Alexander, Prof. Dr., Biological Lab., Fordham Univ., New York 58, N. Y., USA
- Woolley Tyler A., Prof. Dr., Dept. of Zoology, Colorado State Univ., Fort Collins, Colorado, USA
- Wright Ch., Mr., Wellesbourne, Warwick, England
- *Wright Denley W., Mr., National Vegetable Research Station, Wellesbourne, Warwick, England
- Wright Stella, Mrs., Wellesbourne, Warwick, England
- Wundt Heinz, Mr., Tübingen, Deutschland
- *Yagi Nobumasa, Prof. Dr., Biological Inst., Shinshu Univ., Ueda, Japan
- *Yakhontov V. V., Prof., Uzbek Academy of Sciences, Taschkent, Sverdlova 60, UdSSR
- *Yamafuji Kazuo, Prof. Dr., Agricultural Chemistry Inst., Kyushu Univ. Fukuoka, Japan
- *Yarrow Ian H. H., Dr., Dept. of Entomology, British Museum (Nat. Hist.), London SW.7, England
- Young Emily C., Mrs., Mexico 6, D. F., Mexico
- Young Frank Nelson, Jr., Prof. Dr., Dept. of Zoology, Indiana Univ. Bloomington, Indiana, USA
- Young Frank N., Mrs., Bloomington, Indiana, USA
- *Young William R., Dr., Celle Londres 40-2, Mexico 6, D. F., Mexico

- Zacharuk Jean, Mrs., Glasgow W. 2, Scotland
*Zacharuk Russell Y., Mr., Dept. of Zoology, The Univ., Glasgow W. 2, Scotland
*Zacher Friedrich, Prof. Dr., Berlin-Steglitz, Zimmermannstr. 31, I. Aufg., Deutschland
Zacher Lina, Mrs., Berlin-Steglitz, Deutschland
*Zaguliajev Alexei, Dr., Zoologisches Inst. d. Akad. d. Wiss., Leningrad W-164, Universi-
tetskaja 1, UdSSR
Zangheri Sergio, Prof., Istituto di Entomologia Agraria dell'Univ., Via Gradenigo 6, Padova,
Italia
*Zappi Recordati Antonio, Mr., Corso Vittorio Emanuele 101, Roma, Italia
Zellner Franz, Dr., Linz/Donau, Hittmairstr. 4, Österreich
Zerkowitz Albert, Mr., 127 West 79th Street, New York 24, N. Y., USA
Zerkowitz Andreas, Dr., Budapest V, Akademia u. 9, Ungarn
Zerkowitz Imre, Mr., Budapest V, Szent Istvan-ter 15/III/3, Ungarn
Zeuner Frederick E., Prof. Dr., 112 Eton Hall, London NW. 3, England
Zimmerman Elwood C., Mr., Hunter House, Mac Dowell Road, Peterborough, New
Hampshire, USA
Zimmermann Stephan, Dr., Wien VIII, Josefstädter Straße 21, Österreich
*Zivkovitch Vera, Dr., Veterinarski fakultet, Bulevar JNA 18, Belgrad, Jugoslawien
*Zrashevski A. J., Prof. Dr., Institut f. Pflanzenschutz, Repinstr. 3, Kiev, UdSSR
Zuberbühler Margit, Miss, Lärchenwicklerstation Zuoz, Zuoz (Grb.), Schweiz
Zuberi Habib, Mr., Lab. d'évolution 105, Bd. Raspail, Paris VI^e, France
*Zumt Fritz, Dr., P. O. Box 1038, Johannesburg, South Africa
Zumt Gertrud, Mrs., Johannesburg, South Africa
Zur Strassen Richard, Dr., Frankfurt/Main, Senckenberg Museum, Senckenberg Anlage 25,
Deutschland
*Zvereva O. S., Komi-Section of the Academy of Sciences of UdSSR, Syktivkar, UdSSR
*Zweigelt Fritz, Prof. Dr., Graz, Steyrergasse 72, Steiermark, Österreich

Einführungsvortrag des Präsidenten

Meine Damen und Herren!

Im Zuge der Gestaltung dieser Kongresse hat es sich eingebürgert, daß der jeweilige Präsident bei der Eröffnungssitzung den Sinn und Zweck derartiger internationaler Zusammenkünfte umriß, die Bedeutung der Insekten im Haushalt der Natur und ihre Beziehung zum Menschen streifte und vielfach auf die zukünftige Entwicklung der Entomologie hinwies. Gestatten Sie mir, meine Damen und Herren, daß ich von dieser üblichen Gepflogenheit abweiche und den Versuch wage, rückblickend die Bedeutung und die Entwicklung dieser Entomologenkongresse einer Betrachtung zu unterziehen. Diese Art der Rückschau scheint mir um so berechtigter, als seit dem ersten Kongreß für Entomologie bereits ein halbes Jahrhundert verstrichen ist, eine Zeitspanne gewaltiger politischer und wirtschaftlicher Umwälzungen, verbunden mit einer vehementen Zunahme der Weltbevölkerung, wobei letztere Entwicklung nicht zum geringsten Teil durch Forschungen entomologischer Natur ausgelöst wurde.

Ein anderer Grund, sich rückschauend mit den Kongressen zu befassen, beruht auf der Tatsache, daß sich während der letzten fünfzig Jahre Teilgebiete der Entomologie, die früher kaum beachtet wurden, zu niemals voraussehender Breite und Tiefe entwickelten und ganz neue Entwicklungstendenzen sich abzeichnen oder bereits in vollem Flusse sind. Wenn ich mir auch darüber im klaren bin, daß diese laufende Umgruppierung und Differenzierungen innerhalb der gesamten Insektenkunde nicht ausschließlich in den Verhandlungen der Internationalen Kongresse für Entomologie zum Ausdruck kommen, so bieten diese dennoch einen Gesamtüberblick, wie er in keiner anderen entomologischen oder zoologischen Zeitschrift aufscheint.

Frequenz

Die Zahl der Teilnehmer der einzelnen Kongresse ist nicht nur durch die allgemein steigende Bedeutung der Entomologie als Wissenschaft und Praxis bedingt, sondern hängt zum Teil von den jeweils politischen und wirtschaftlichen Verhältnissen auf unserem Planeten ab und ist ebenso durch die Lage des Kongreßortes, der lokalen Bedeutung entomologischer Fragen im Gastland, seiner näheren und weiteren Umgebung beeinflußt.

Berücksichtigt man ordentliche Mitglieder und Gastteilnehmer, die beiden Kategorien lassen sich nicht in allen Kongreßberichten klar trennen, so zeigte der erste Kongreß im Jahre 1910 in Brüssel bereits 250 Personen aus 23 Ländern, der zweite 1912 in Oxford 309 Personen aus 34 Ländern. Der dritte Kongreß im Jahre 1925 in Zürich stand zweifellos noch im Schatten des ersten Weltkrieges und zählte nur 260 Teilnehmer aus 29 Staaten. Die starke Beteiligung im Jahre 1928 in Ithaca mit 611 Teilnehmern aus 43 Ländern war in erster Linie durch die große Bedeutung der angewandten Entomologie in den USA und der dort für damalige Verhältnisse klassischen Organisation des landwirtschaftlichen Pflanzenschutzes bedingt. Die Weltwirtschaftskrise Ende der zwanziger und Anfang der dreißiger Jahre brachte auch der Entomologie bedeutende Schwierigkeiten, welche sich in der sinkenden Teilnehmerzahl beim 5. Kongreß in Paris 1932, und noch stärker in Madrid 1935, auswirkte. Die sich nachher anbahnende wirtschaftliche Erholung kam beim 6. Kongreß in Berlin mit einem neuen Höchststand der Beteiligung von 936 Personen zum Ausdruck. Der zweite Weltkrieg unterbrach leider diese erfreuliche Entwicklung, und der 8. Kongreß in Stockholm stand noch ganz im Zeichen

der Nachkriegswirkung, wobei annähernd der Stand von Paris im Jahre 1932 erreicht wurde, und zwar 549 Teilnehmer aus 37 Staaten. Nach diesem Tiefstand der Kongreß-tätigkeit begann eine neue und hoffentlich anhaltende Blüte der Wirtschaft im allgemeinen und damit verbunden auch die der Entomologie in allen ihren Zweigen. In Amsterdam versammelten sich im Jahre 1951 bereits wieder 840 Teilnehmer aus 37 Staaten, in Montreal 1956 1634 Teilnehmer aus 64 Staaten und jetzt in Wien die bisherige Höchstzahl von 1670 Teilnehmern aus 49 Staaten.

Zahl der Vorträge

Die Zahl der Vorträge in den einzelnen Kongressen war in weitgehendem Maße von der Zahl der Teilnehmer abhängig bzw. schwankte in derselben Größenordnung, beginnend mit 46 Vorträgen im Jahre 1910, mit einem ersten Höhepunkt in Ithaca mit 148, einem zweiten in Berlin mit 225 und nach dem zweiten Weltkrieg mit einer steigenden Reihe von 282 Vorträgen in Amsterdam, 687 in Montreal und über 700 nunmehr in Wien.

Die steigende Zahl der Vorträge machte eine Aufteilung derselben auf einzelne Sektionen erforderlich, ein Verfahren, welches in bezug auf die sachliche Abgrenzung nicht immer gleich gehandhabt wurde und auch heute in seiner Entwicklung noch nicht abgeschlossen erscheint. Die immer weiter fortschreitende Differenzierung entomologischer Problemstellungen und Arbeitsweisen wird es bereits in nächster Zukunft erforderlich machen, sich einmal ernster mit der stofflichen Gliederung der einzelnen Sektionen zu befassen und diese so zu gruppieren, daß der einzelne Forscher bei den Kongressen in der Lage ist, Vorträge seiner eigenen und unmittelbar benachbarter Arbeitsgebiete ohne Schwierigkeiten anzuhören.

Für eine statistische Auswertung der Vorträge im Hinblick auf ihren Inhalt ergeben sich Schwierigkeiten insoferne, als zahlreiche Beiträge je nach Geschmack in verschiedenen Sektionen untergebracht werden können, was ganz besonders bei Studien aus der angewandten Entomologie, die notgedrungen vielfach mehrere Wissensgebiete gleichzeitig umfassen müssen, auswirkt. Um die Gliederung aufzulockern und Personen gleicher Arbeitsrichtung einen engeren Gedankenaustausch zu ermöglichen, hat sich in den letzten Kongressen die Einführung von Symposien als sehr fruchtbar erwiesen. Diese bieten zwar die Gelegenheit besonders aktuelle Themen in geschlossenen Sitzungen zu besprechen und von verschiedenen Gesichtspunkten aus zu beleuchten, doch können sie bei unmäßigem Gebrauch zur Zersplitterung der Vortragsfolgen führen und sollten nur dort beibehalten werden, wo es sich um ganz spezielle, besonders aktuelle Fragen handelt.

Legt man sich die Frage vor, ob aus der Verteilung der Vorträge in den einzelnen Arbeitsgebieten und der Zahl derselben von Kongreß zu Kongreß auf die Entwicklung der Entomologie schließen läßt, so muß man berücksichtigen, daß jeder Kongreß eine mehr oder weniger ausgeprägte persönliche Note besitzt, vor allem bedingt durch die geographische Lage des Kongreßortes bzw. des Gastlandes, dessen Klima, Flora und Wirtschaftsstruktur, um nur einige wesentliche Faktoren zu nennen, und außerdem unter dem Einfluß der allgemeinen Wirtschaftslage im Zeitpunkt des Kongresses steht.

Ganz allgemein betrachtet war die Zahl der Vorträge aus den theoretischen Fächern von der Systematik bis zur Ökologie in den ersten drei internationalen Kongressen für Entomologie weitaus größer als jene aus dem angewandten Sektor. Dieses Verhältnis zeigte eine Umkehr seit dem Kongreß in Ithaca im Jahre 1928, und diese Entwicklung zugunsten der angewandten Entomologie hielt bis zum Jahre 1938, dem Kongreß in Berlin, an. Seit dieser Zeit erkennt man aus der Statistik eine deutliche Rückkehr zur Grundlagenforschung, und während der letzten vier Kongresse hielten sich die beiden Arbeitsrichtungen ungefähr die Waage. Welche engeren Arbeitsgebiete an diesen Schwankungen besonders beteiligt waren, wird aus den weiteren Ausführungen hervorgehen.

Systematik, Nomenklatur, Bibliographie

Die systematischen Beiträge der ersten drei Kongresse überwogen zahlenmäßig jede andere Arbeitsrichtung, traten dann in der Zeit von 1928 bis 1951 etwas in den Hintergrund, stiegen aber in Montreal 1956 prozentmäßig wesentlich an, betrugen damals 70 Vorträge und erreichen nunmehr in Wien ihren höchsten Stand mit 125 Beiträgen. Dabei ist eine interessante Entwicklung insoferne zu beobachten, daß anfänglich mehr deskriptive Beiträge im Vordergrund standen, nunmehr aber in zunehmendem Maße grundsätzliche Fragen der Systematik und Nomenklatur aufgeworfen werden und sich ganz neue Gesichtspunkte und Arbeitsmethoden bei taxonomischen Arbeiten abzeichnen.

Paläontologie

In der Paläontologie, deren markantester Vertreter A. Handlirsch, ein Österreicher, war, liegt die klassische Zeit bereits weit hinter uns. Dementsprechend kamen Beiträge in den Kongressen nur sporadisch zum Vortrag. Inwieweit durch die modernen Zeitbestimmungsmethoden der Strahlungsphysik neue grundlegende Erkenntnisse gewonnen werden können, muß die Zukunft lehren.

Morphologie, Anatomie, Entwicklungsgeschichte

Die Arbeitsgebiete Morphologie, Anatomie und Entwicklungsgeschichte kamen in den bisherigen Kongressen in recht wechselndem Umfange zur Behandlung, in verstärktem Maße 1951 in Amsterdam, und erreichten einen Höhepunkt in Montreal 1956 anlässlich des X. Kongresses mit 57 Vorträgen.

Geographische Verbreitung und Faunistik

Das Forschungsgebiet über die geographische Verbreitung von Insekten und die Faunistik fand schon im ersten Kongreß eine wesentliche Beachtung, und dieses Interesse hielt mit wechselnder Intensität in der weiteren Entwicklung an. Ein einmalig geschlossenes Bild über die zoogeographischen Verhältnisse in der arktischen und subarktischen Zone vermittelte der Kongreß in Montreal, bei welchem außerdem die bisher größte Zahl einschlägiger Vorträge angemeldet war. Die seither fortschreitende Entwicklung zeigt nicht nur eine Ausweitung der Studien in räumlicher Beziehung, indem immer neue Teilgebiete der Erde einer genaueren Untersuchung unterzogen werden, sondern auch eine fortschreitende Differenzierung zugunsten einzelner systematischer Gruppen, und das Bestreben, größere und kleinere Zusammenhänge ursächlich zu klären.

Verhaltensforschung und soziale Insekten

Studien über soziale Insekten fanden in den sechs Kongressen in abnehmender Zahl ihren Niederschlag, in der Krisenzeit während und nach dem zweiten Weltkrieg erlosch das Interesse, soweit dies in den Kongreßberichten zum Ausdruck kommt. In Montreal 1956 überraschte nicht nur die Zahl der Vorträge, sondern auch deren deutliche Gliederung in grundsätzliche Studien über Verhaltensforschung, die Entwicklung sozialer Instinkte, den Nestbau und der Brutfürsorge. Der gegenwärtige Kongreß in Wien verspricht gleichfalls bedeutende Beiträge, wenn auch nicht in so straff gewählter Themastellung als dies in Montreal der Fall war.

Physiologie und Ökologie

In der Sektion Physiologie und Ökologie ergeben sich bei der Einordnung der Vorträge gewisse Schwierigkeiten, dies hauptsächlich deshalb, weil zahlreiche ökologische Arbeiten gleichzeitig und mit ebensoviel Berechtigung in eines der angewandten Fächer eingegliedert werden könnten, z. B. in die landwirtschaftliche oder forstliche Entomologie oder rein biologische Themen mit ökologischen Fragen gekoppelt angeschnitten sind. Entwicklungsmäßig ist vom ersten Kongreß im Jahre 1910 mit vier Vorträgen bis

zum gegenwärtigen Kongreß in Wien mit 137 Vorträgen eine gleichmäßig aufsteigende Reihe zu beobachten, und zwar sowohl in der rein physiologischen Arbeitsrichtung wie auch in allen Sparten der Ökologie, ein Zeichen dafür, daß die Erklärung vieler Erscheinungen, die besonders dem angewandten Entomologen ins Auge fallen, nur im Wege der Grundlagenforschung geklärt werden können. Am nunmehr anlaufenden Kongreß fällt das gegenwärtig große Interesse an der Chemie der Insekten besonders auf, welches in Form eines Symposiums mit über 40 Vorträgen diskutiert werden soll.

Landwirtschaftliche Entomologie

Wenn wir uns nun der angewandten Seite der Entomologie zuwenden, so darf ich wiederholen, daß diese im Rahmen der ersten drei Kongresse wenig Beachtung fand. Ein Wandel trat erst anläßlich des Kongresses in Ithaca im Jahre 1928 ein, zweifellos bedingt durch den mehr auf die Praxis gerichteten Sinn der Neuen Welt, der dort schon sehr früh betriebenen Rationalisierung in der Landwirtschaft, beides Faktoren, die schon im Ausgang des 19. Jahrhunderts zu einer umfassenden Organisation des Pflanzenschutzes in den USA führte und rückwirkend auch die entomologische Grundlagenforschung befruchtete und förderte.

In Ithaca kam die landwirtschaftliche Entomologie mit 46 Vorträgen zu Wort, in Montreal unter ähnlichen Umweltbedingungen waren es 71 und für den heute nachmittag beginnenden Kongreß sind 68 Vorträge angemeldet.

Waren es in Ithaca vor allem die landwirtschaftlichen Schädlinge der gemäßigten Zone, besonders jene Nordamerikas, dann die Baumwollschädlinge und solche von Citrus-Kulturen, die Beachtung fanden, so stand der Kongreß in Madrid 1935 deutlich im Zeichen der Schädlinge des Mittelmeerraumes, sei es in der Landwirtschaft, im Obst- oder Weinbau. In Montreal 1956 waren weniger regionale Schwerpunkte zu erkennen, wohl aber kamen Fragen zur Diskussion, die bisher wenig oder keine Beachtung gefunden hatten, wie z. B. die gegenseitige harmonische Abstimmung von chemischer und biologischer Bekämpfung, die Toleranz auf landwirtschaftlichen Produkten abgelagerter Insektizide, die Unkrautbekämpfung durch Insekten, um nur einige davon zu nennen. Außerdem bahnte sich eine Entwicklung an, welche, nachdem die chemische Bekämpfung der Heuschrecken-Massenvermehrungen einen vorläufigen Abschluß erreicht hat, sich eine Vertiefung bevölkerungsdynamischer Probleme bei gleichzeitig stärkerer Betonung physiologisch-ökologischer Forschungen zum Ziel setzt, eine Umkehrung in der Problemstellung, die auch in anderen Zweigen der angewandten Entomologie in Montreal erkennbar war. Bemerkenswert waren ferner acht Vorträge über die Rolle von Insekten als Überträger von Pflanzenkrankheiten, besonders von Viren. Diese Neuentwicklung auf dem Sektor der landwirtschaftlichen Entomologie scheint sich auch auf dem Wiener Kongreß mit seinen 68 Vorträgen fortzupflanzen.

Forstentomologie

Die forstentomologischen Beiträge in den ersten drei Kongressen waren geringfügig und die prozentuelle Zunahme blieb auch bis zum Jahre 1951 in bescheidenen Grenzen. Ein grundsätzlicher Umschwung vollzog sich in Montreal im Jahre 1956, zweifellos bedingt durch die seit Mitte der dreißiger Jahre erfolgte Neuorganisation der forstpathologischen Forschung in Kanada selbst, in erster Linie ein Verdienst des damaligen Direktors der Forstbiologischen Abteilung J. J. de Gryse und des Reorganisators im Science Service des Landwirtschaftsministeriums J. M. Swaine. Forstentomologen aller Welt konnten sich persönlich von dieser heute wohl einzig dastehenden entomologischen Organisation, ihrer Gliederung und ihrer Arbeitsweise überzeugen. Die vierzig gehaltenen Vorträge deckten in ihrer Breite den größten Teil forstentomologischer Probleme aller Waldgebiete der Erde. In ihrer Tiefe dürften sie in den nächsten Jahren kaum übertroffen werden. Ergänzend ergaben sich Aussprachen über das forstpatholo-

gische Meldewesen wie es beispielgebend und kontinentweit in Kanada verwirklicht ist. Weitere Hauptthemen bildeten populationsdynamische Vorträge über forstliche Schadinsekten und ihrer natürlichen Feinde, die moderne Flugzeugbekämpfung im Walde und die Möglichkeiten und Erfolge der biologischen Schädlingsbekämpfung, letztere in einem bisher nicht gekannten Umfang sowohl in theoretischer als auch in praktischer Beziehung, Probleme, worauf noch in einem anderen Zusammenhang zurückgekommen wird.

Vorrats- und Holzschädlinge

Die ersten Vorträge über Vorratsschädlinge und den Schutz verbauten Holzes gegen Insekten fallen in die Zeit des vierten Kongresses in Ithaca 1928. Verfolgte der Vorratsschutz zunächst bei nur allmählich zunehmender Zahl von Vorträgen mehr eine Inventaraufnahme und die rein technische Bekämpfung, so läßt sich neuerdings, ebenso wie im Holzschutz, ein Bestreben dahingehend feststellen, durch physiologisch-ökologische Studien die technische Bekämpfung auf eine festere Grundlage zu stellen.

Medizinische und veterinärmedizinische Entomologie

Bei Betrachtung der Vorträge über die medizinische und veterinärmedizinische Entomologie, soweit sie in den Kongreßverhandlungen ihren Niederschlag fanden, zeigt eine ähnliche Steigerung im Umfang und der Tiefe wie in anderen angewandten Fächern der Entomologie, nur verlief die Entwicklung in der letzten Dekade noch stürmischer als in anderen, was in der Zahl der Vorträge, 73 in Montreal, 96 nunmehr in Wien, klar zum Ausdruck kommt. Dank der Entwicklung auf dem Gebiete der mikroskopischen Technik kommt nunmehr neben den bereits bekannten Krankheitserregern auch die Virusforschung in weitem Umfange zum Zuge. Überdies ist auch in diesem Arbeitsgebiet die Tendenz zu bemerken, von einer anfänglich mehr statischen zu einer mehr dynamischen Betrachtungsweise überzugehen. Außerdem werden heute Fragen der Resistenz bei der chemischen Bekämpfung von krankheitsübertragenden Insekten stärker in Rechnung gestellt und auch die Möglichkeit einer biologischen Bekämpfung ins Auge gefaßt.

Bienenkunde

In der Bienenkunde stehen 32 Vorträge in den ersten neun Kongressen, 35 Vorträge anlässlich des Kongresses in Montreal gegenüber. Neben dieser rein quantitativen Zunahme läßt sich auch eine nennenswerte Verschiebung in der Problemstellung beobachten. Waren es anfänglich mehr Themata der Bienenzucht selbst, des Verhaltens der Bienen und Bienenkrankheiten, die Berücksichtigung fanden, so befaßten sich in Montreal nicht weniger als 12 Vorträge mit der Rolle der Bienen als Befruchter unserer Kulturpflanzen, 4 mit der Nektar- und Pollenproduktion der letzteren, 4 mit der Zusammensetzung des Honigs, andere mit den neuesten Ergebnissen von Ersatzfütterungen, der Gewinnung von Royal Gelly und dessen therapeutischer Wirkung usw.

Im Gegensatz zu der noch immer fortschreitenden Entwicklung auf dem Gebiete der Bienenforschung, ist die Frage der Seidenraupenzucht, zweifellos bedingt durch die Entwicklung der verschiedensten Kunstfasern, in keinem der Kongresse in nennenswerter Weise zu Wort gekommen.

Insektizide, Bekämpfungsverfahren, Toxikologie und Resistenz

Fragen der praktischen Schädlingsbekämpfung sowie der zu verwendenden Insektizide und Verfahren wurden in der älteren Literatur und in den früheren Kongressen im Rahmen der entsprechenden Schädlingsgruppen abgewickelt, doch scheint es mehr und mehr empfehlenswert von dieser Übung abzugehen und einschlägige Versuchsergebnisse in einer eigenen Sektion zu vereinigen. Dies scheint um so notwendiger, als die Zeit der rein empirischen Bekämpfung längst vorüber ist und die aus kleinen Anfängen heraus sich entwickelte Toxikologie heute zu einer unentbehrlichen entomologi-

schen Hilfswissenschaft geworden ist, die eine spezielle Ausbildung erfordert. Ebenso kann man heute bereits von einer entomologisch ausgerichteten Maschinenkunde sprechen, die für den Praktiker des Pflanzenschutzes ebenso unerläßlich ist, wie für den aufgeschlossenen Landwirt oder Forstmann. Wie weit dieser Entwicklung heute schon Rechnung getragen wird, zeigen die einschlägigen, oft besser als Universitätsinstitute ausgestatteten Laboratorien der chemischen Industrie und die zahlreichen, rein gewerblich aufgezogenen Firmen, die Bekämpfungsarbeiten zu festen Sätzen übernehmen. Wenn heute der Pflanzenarzt noch nicht zu der einmal erwarteten Bedeutung gelangt ist, so liegt der Grund für dieses Nachhinken in der Entwicklung, nicht so sehr an dem Mangel an der Initiative geeigneter Personen, sondern in erster Linie in der Sorge jeder Staatsführung um weitere Produktionsausweitungen, die man im Wege staatlicher oder halbstaatlicher Pflanzenschutzorganisationen in zuverlässigeren Händen glaubt, als in solchen staatlich schwer kontrollierbarer Einzelpersonen.

Die Entwicklung dieser Sektionen zeichnete sich etwa seit dem Kongreß in Ithaca ab und tritt nunmehr erstmalig mit 37 Vorträgen, in denen auch die Fragen der Resistenz gegen Insektizide zur Sprache kommen, in Erscheinung.

Biologische Bekämpfung

Die Anfänge einer biologischen Bekämpfung liegen weit zurück, die wenigen klassischen Erfolge früherer Jahrhunderte sind jedem angewandten Entomologen bekannt, ebenso aber auch die oft übertriebenen Hoffnungen, die man sich von der Einführung von Parasiten und Räubern versprach, desgleichen die älteren, meist vergeblichen Versuche, mit Hilfe von Insektenkrankheiten Massenvermehrungen abzubremsen oder zu verhüten. Teils diese Mißerfolge, teils der Wunsch, die Dynamik der Bevölkerungsbewegung von Insekten ursächlich aufzuklären, begünstigte zunächst eine mehr detaillierte Bestandesaufnahme der in Frage kommenden natürlichen Feinde und deren biologisches Verhalten. Mitbestimmend zu einer Änderung in der Problemstellung war auch die Erkenntnis, daß das Entstehen von Massenvermehrungen durch edaphische und Klimafaktoren allein nicht geklärt werden können und die chemisch-technische Bekämpfung nur in besonders gelagerten Fällen eine Erleichterung für längere Zeiträume schaffen konnte. Diese Tatsachen drängten zwangsläufig zu einer mehr harmonischen Abstimmung der chemischen Bekämpfungen gegenüber von Parasiten und Räubern der betreffenden Schadinsekten und nunmehr in der letzten Zeit, zu neuerlichen Versuchen zur Verwirklichung biologischer Bekämpfungen auf besser fundierter physiologisch-ökologischer Grundlage. Daß dabei auch der Kreis der in Frage kommenden entomophagen Organismen bedeutend erweitert werden konnte, verdanken wir zum Teil den neuen technischen Hilfsmitteln, zum Teil wirkten auch die Erfahrungen auf anderen Wissensgebieten, z. B. der menschlichen Seuchenkunde bzw. medizinisch-veterinärmedizinischen Entomologie befruchtend. Betrachten wir diese Entwicklung nicht als eine Modesache, sondern als ernstliches Bemühen zur Klärung bisher unentwirrbarer Wechselbeziehungen, dann verstehen wir auch die große Zahl der in der letzten Zeit über dieses Thema abgeführten Vorträge, in Montreal 97 und jetzt in Wien 87, und die verschiedenen Problemstellungen innerhalb derselben.

Sollte es uns einst gelingen das Geflecht der Insektenmassenvermehrungen so weit zu entwirren, daß diese durch harmonisch abgestimmte biologisch-technische Eingriffe mit unserem Wohlbefinden und unseren Wirtschaftszielen in Einklang gebracht werden können, so wäre dies nicht nur ein Triumph der Entomologie, sondern der Menschheit ganz allgemein.

Mit dem Wunsche, daß uns der derzeitige, bisher größte Kongreß für Entomologie diesem vorläufigen Wunschtraum um einen kleinen Schritt näher bringt, schließe ich die Eröffnungssitzung, danke nochmals allen Anwesenden für ihr Erscheinen und wünsche dem Kongreß vollen Erfolg.

SEKTION I

SYSTEMATIK UND PALÄONTOLOGIE

ALLGEMEINES

NEUE WEGE DER INSEKTENSYSTEMATIK

H. J. STAMMER

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Erlangen

Die Grundlage aller der vielen Teildisziplinen der Zoologie ist die Systematik. Jeder Physiologe, Genetiker oder Cytologe und erst recht jeder in der Praxis arbeitende Zoologe muß vor allen seinen Untersuchungen wissen, mit welcher Tierart er arbeitet. Stets wirft die schier unerschöpfliche Fülle der Artenmannigfaltigkeit neue Fragen in allen biologischen Teilwissenschaften auf. Und schließlich enden alle Probleme in der Frage, die gerade die Systematik mit zu lösen hat, wie ist das Leben auf der Erde entstanden und geworden, in welcher Weise haben sich die Lebensvorgänge entwickelt und mit dem Werden der Organismenwelt kompliziert, wie wird für ihre Weitergabe an die Nachkommenschaft gesorgt.

Die Systematik steht heute zweifellos in einer Krise. Diese rührt her von der zweifachen Aufgabe, die der Systematik gestellt ist. Auf der einen Seite soll sie eine verbindliche Ordnung schaffen, in der jede Tierart einen allgemein anerkannten Namen trägt. Diese ordnende Systematik führt zu einer Klassifikation, von der verlangt wird, daß sie möglichst stabil sei, möglichst wenig Änderungen und Umbenennungen unterworfen sei, damit sie auch auf längere Zeit praktisch verwendbar bleibt. Andererseits soll die Systematik seit der Entfaltung der Deszendenztheorie ein natürliches System aufbauen, durch das eindeutig die phylogenetische Verwandtschaft ausgedrückt wird. Ein solches natürliches System muß jedoch mit dem Fortschreiten unserer Erkenntnisse ständigen Veränderungen unterworfen sein. Es ergibt sich so eine Diskrepanz, auf die ich später zurückkommen werde.

Die weitaus größte Zahl aller systematisch interessierter Zoologen ist der Ansicht, daß das System phylogenetisch geordnet sein muß. Nur das „natürliche System“ hat wirklichen Erkenntniswert für die Biologie; aus ihm erwachsen ständig neue Ergebnisse und ebenso neue Probleme. Die „alte Systematik“ gründete sich zunächst als Ordnungswissenschaft auf wenige und fast immer morphologische Merkmale. Ein phylogenetisches System jedoch soll nach Möglichkeit alle Eigenschaften eines Organismus berücksichtigen. So erwuchs langsam und fließend eine „neue Systematik“ (new systematics, Huxley 1940), die sich nicht nur auf die Morphologie, sondern ebenso auf die Entwicklung, Physiologie, Ethologie, Ökologie und Chorologie der Tiere stützt. Naturgemäß muß ein solches System beginnen mit den Arten und fortschreiten zu den höheren Kategorien, den Gattungen, Familien und Ordnungen.

Wie steht es nun um unsere Kenntnis eines solchen phylogenetischen natürlichen Systems bei den Insekten? Wir müssen sofort zugeben, daß wir hier im allerersten Anfang stehen. Noch heute handelt die Mehrzahl der Entomologen nach dem „alten System“, indem sie eine oder viele neue Arten zusammenhanglos beschreibt. Die Forderung, sie gegen benachbarte, verwandte Arten abzugrenzen, wird zwar oft erfüllt; schon viel seltener wird ein Bestimmungsschlüssel dieser Arten oder der Gattung gegeben. Doch auch dieser sagt noch nichts über die Verwandtschaft der Arten aus; hierzu sind viel eingehendere Studien notwendig. Allerdings verlangt das Arbeiten nach der neuen Systematik außer einer genauen Kenntnis der Lebens- und Verhaltensweise der Arten stets ein umfangreiches Material sowohl mengen- als auch besonders verbreitungsmäßig; so ist es fast nur an größeren Museen möglich, wirklich phylogenetisch-systematisch zu arbeiten. Und auch die Museen besitzen meist noch zu geringes Material, ganz besonders an alkohol- oder naßfixierten Tieren, was ich ausdrücklich betonen möchte; denn sehr viele morphologische Untersuchungen lassen sich nur an solchen Tieren durchführen.

Auf welchen Wegen läßt sich ein natürliches System der Insekten fördern? Ich möchte hier auf vier verschiedene Methoden hinweisen:

1. Ein sehr großer Teil unseres jetzigen Systems der Insekten krankt daran, daß viel zu wenige Merkmale auf ihre systematische Bedeutung und Wertung untersucht sind. Wir leben noch von der Substanz der „alten Systematik“, die nur wenige Merkmale heranzog, Merkmale, die meist leicht zu sehen und für eine Unterscheidung der Arten einfach zu handhaben sind, wie Gliederung der Extremitäten und Fühler, Flügeläderung, Farbe und später der Bau der Genitalien. Zeigen diese Merkmale auch wirklich die natürliche Verwandtschaft an? In vielen Fällen, ganz besonders in der Zugehörigkeit der Arten zu den Gattungen und der Verwandtschaft der Gattungen zueinander, bedarf das durch Heranziehung vieler weiterer Merkmale einer Überprüfung. Dabei sollte ganz besonders auch die innere Anatomie herangezogen werden, nicht nur etwa der Bau des Proventrikulus, sondern auch des Nervensystems, des Tracheensystems und der Muskulatur in ihren wechselseitigen Beziehungen im Sinne von H. Weber (1955). (Vgl. auch Rensch 1958.)

2. Einen starken Impuls kann das natürliche System der Insekten erfahren durch das genaue Studium der Larven. Ei, Larve, Puppe und Imago sind Glieder eines Zyklus, die alle zusammen Artmerkmale liefern. Oft ist erst durch die Kenntnis der Larve die genaue Stellung eines Insekts im System erkannt worden (van Emden 1957). Allerdings stellt sich bei genaueren Untersuchungen häufiger heraus, daß Larvalsystem und Imaginalsystem nicht identisch sind. Hennig (1948—1950) hat die verschiedenen Grade solcher Inkongruenzen eingehender diskutiert und van Emden unterscheidet als möglich 4 Fälle: Kongruenz, Ähnlichkeit, korrekturbedürftige Ähnlichkeit und Inkongruenz. Wirkliche Inkongruenz — völlige Verschiedenheit — des larvalen und imaginalen Systems sind bisher wohl kaum beobachtet. Fälle von korrekturbedürftiger Ähnlichkeit kommen nicht allzu selten vor. Sie sind insbesondere von der Thienemannschen Schule bei Chironomiden aufgedeckt worden. Hier gehörten Larven und Puppen nach ihren Merkmalen anderen „Gattungen“ an als die Imagines; Thienemann nannte solche Arten „Mosaikarten“. Diese Unstimmigkeit ist in jüngster Zeit in überraschender Weise durch Fittkau aufgeklärt worden; sie beruhte nur auf der bisherigen unzureichenden Merkmalsanalyse der Imagines! Sicher ist jedenfalls — darin sind sich alle Autoren einig, und das zeigt gerade dieser Fall wieder —, daß wirkliche Unstimmigkeiten zwischen larvalem und imaginalem System auf falschen Deutungen der phylogenetischen Beziehungen beruhen.

Die Larven der überaus großen Mehrzahl der holometabolen Landinsekten sind gar nicht oder höchst unzureichend bekannt; nur über die Larven der Wasserinsekten sind wir etwas besser orientiert. Aus diesem Grunde haben wir im Erlanger Zoologischen Institut begonnen, die Larven verschiedenster Insektenordnungen und -familien systematisch zu

bearbeiten; die Arbeiten erscheinen in einer von Herrn Sachtleben und mir herausgegebenen Schriftenreihe. Unsere Untersuchungen an Blattwespen- und Schmetterlingslarven ergaben, daß sehr häufig Differenzen in der Zuordnung der Arten zu den Gattungen, der Gattungen zu den Unterfamilien, der Unterfamilien zu den Familien, ja in der Ab- oder Anerkennung des Familienranges zwischen Imaginal- und Larvalsystem bestehen. Das aber zeigt sehr deutlich, wie weit wir noch von einem phylogenetischen System der Insekten entfernt sind. Larvalsystematische Arbeiten führen also unmittelbar zur Überprüfung der gegenwärtigen Anschauungen über das imaginale System. Ihre Inangriffnahme ist also besonders zu begrüßen. Und hier gibt es auch noch unendlich viele Möglichkeiten wissenschaftlich wertvoller Arbeit für den Lieberhaber-Entomologen, der fern von großen Museen auf sich allein gestellt arbeitet.

3. Ein ganz entscheidender Punkt der phylogenetischen Systematik ist die Wertung der Merkmale. Auffällige Unterschiede mögen taxonomisch höchst wertvoll sein, brauchen aber dabei phylogenetisch noch nicht viel zu bedeuten. Ganz besonders aber können Gleichheiten oder große Ähnlichkeiten von Merkmalen eine nahe Verwandtschaft vortäuschen, die gar nicht vorhanden ist. Es ist allgemein bekannt, daß innerhalb von Verwandtschaftsgruppen, die bis zur Familie, ja bis zur Klasse reichen können, Parallelismen — ähnliche oder gleiche, unabhängig voneinander entstandene Merkmale — auftreten können. Die Zahl dieser Parallelismen ist jedoch viel größer als man gemeinhin annimmt; sie wird weit unterschätzt. Überzeugend hat Osche (1961) das kürzlich für die Nematoden zeigen können. Der oben angeführte Fall des fehlerhaften Systems der Chironomiden ist auf die falsche Bewertung solcher Ähnlichkeiten zurückzuführen, die höher eingeschätzt werden als die in Wirklichkeit entscheidenden kleineren Unterschiede.

Welche Möglichkeiten bieten sich uns, unterscheidende Merkmale zu werten? Ich habe kürzlich (1959) darauf hingewiesen, daß wir weit verbreitet überall im Tierreich gerichtete Entwicklungsreihen, die schon Metcalf 1928 als „trends“ bezeichnet, finden. Ich will an dieser Stelle nicht darauf eingehen, ob diese Trends auf eigengesetzlicher innerer Entwicklung der Tiere, auf einer echten Orthevolution, beruhen, wie ich glaube, oder ob sie, zufällig mutativ entstanden, durch Orthoselektion bewirkt wurden, wie es zumeist angenommen wird. Sie sind jedenfalls in überraschend großer Zahl vorhanden. Hennig (1950) hat in seiner grundlegenden „Theorie der phylogenetischen Systematik“ gezeigt, daß es notwendig ist, ursprüngliche, plesiomorphe Merkmale und abgeleitete, amorphe Merkmale zu unterscheiden. Gerade die Trends bieten durch ihre Reihenbildung besonders gut die Möglichkeit, die phylogenetische Reihung der Merkmale zu beurteilen. Durch diese Methode gelangte Fittkau zu seinem berichtigten System der Tanypodinae. In ähnlicher Weise versucht Illies, das System der Plecopteren aufzubauen.

Auf jeden Fall ist aber dringend davor zu warnen, eine „quantitative Klassifikation“ zu betreiben, wie z. B. Michener und Sokal, die bei einigen Genera von Megachiliden 122 Merkmale mit den Wertungsgruppen 1—6 für jede Art versehen und daraus Ähnlichkeitsindizes berechnen. Wenn auf solche Indizes dann ein System aufgebaut wird, so besteht eben der völlig verschiedenen phylogenetischen Wertigkeit der Merkmale wegen die größte Gefahr eines unnatürlichen Systems.

4. Nur hinweisen möchte ich schließlich auf die neuen Methoden der cytologischen Unterscheidung der Arten, die der Genetik entstammen. Sie führen nur in den niederen systematischen Kategorien zum Aufbau eines phylogenetischen Systems, in den Gattungen und vielleicht den Tribus. Sie zerlegen andererseits bisher als Arten betrachtete Einheiten in mehrere morphologisch kaum oder überhaupt nicht mehr unterscheidbare Arten — Zwillingsarten, Geminospecies oder sibling species. Eine schöne Übersicht über dieses Gebiet gab kürzlich Brown (1959). Betroffen wurden durch sie bisher besonders die Orthopteren (Chromosomenzahlen) und Dipteren (Riesenchromosomen). Doch auch nach Bindung an verschiedene Fraßpflanzen (Coleopteren, Tenthrediden, Lepidopteren), nach

ganz verschiedenen Verhaltensweisen (Hymenopteren) oder nach der Nichtkreuzbarkeit (Dipteren) werden solche Zwillingsarten getrennt.

Wie schon soeben gesagt, lassen sich solche Zwillingsarten häufig morphologisch überhaupt nicht mehr trennen. Um sie zu erkennen, muß man cytologische Untersuchungen an lebenden Tieren — manchmal nur bestimmten Stadien — vornehmen oder muß mit ihnen Zuchtversuche anstellen, sie vielleicht über Generationen halten und kreuzen. Die Bestimmung solcher Arten ist nur durch Spezialisten in dazu eingerichteten Instituten möglich. Sie kommt für die Mehrzahl der an Museen arbeitenden oder Faunistik und Ökologie treibenden Zoologen nicht in Frage. Sie ist vielfach unmöglich bei totem Material. Hier beginnt im Kleinen bereits die Krise der Systematik, von der ich eingangs sprach. Es gibt eine ganze Reihe solcher kritischer Punkte, bei denen Taxonomie und phylogenetische Systematik schwer in Übereinstimmung zu bringen sind. Dann müssen von beiden Seiten Zugeständnisse gemacht werden, um ein einheitliches allgemein gültiges System zu gewährleisten. Vier solcher Probleme möchte ich hier nennen:

1. Bleiben wir zunächst bei der Frage der Zwillingsarten. Die Anwendung der trinären Nomenklatur setze ich als selbstverständlich voraus und möchte nichts zu dem mir fruchtlos erscheinenden Streit, wie die Subspecies abzugrenzen und zu definieren sind, sagen. Man könnte die Frage aufwerfen, sollen morphologisch gar nicht oder fast nicht unterscheidbare Arten, die sich nicht fruchtbar kreuzen und auch nicht über andere Unterarten theoretisch kreuzen würden, wirklich als gültige Species beschrieben werden. Sonneborn (1957) hat für solche Fälle bei den Ciliaten den Namen Syngene vorgeschlagen. Er versteht darunter Stämme einer Art, die morphologisch identisch sind, die aber nicht mit anderen Stämmen, sondern nur unter sich konjungieren können. Solche Syngene kommen in größerer Zahl nebeneinander im gleichen Biotop vor, sie können allerdings physiologische Verschiedenheiten aufzeigen. Ich glaube nicht, daß es für die Insekten zweckmäßig ist, sich diesem Vorschlag anzuschließen. Mir scheint es notwendig, eindeutig sexuell isolierte Formen, auch wenn sie morphologisch nicht trennbar sind, als Species zu bezeichnen. Die fortschreitende Erkenntnis des Artwerdungsproblems läßt sich durch Nichtachtung der Tatsachen nicht aufhalten. Ich würde aber vorschlagen, solche Artengruppen durch eine besondere Benennung zu bezeichnen und dafür etwa den Namen „Hyperspecies“ vorschlagen. Unter „Hyperspecies“ wäre also eine Gruppe von Arten zu verstehen, die mit den gewöhnlichen Methoden morphologisch nicht zu unterscheiden sind. Der Systematiker bestimmt bis zur Hyperspecies a, die der Spezialist in die Species a (möglichst die nomenklatorisch älteste), b, c usw. weiter unterteilen kann. Hyperspecies ist ein taxonomischer Begriff, der sich nicht mit den bisherigen Begriffen Superspecies, Morphospecies, Biospecies oder Agamospecies deckt (vgl. Cain 1959).

2. Eine weitere, die höheren systematischen Gruppenkategorien betreffende Frage ist, wie soll ihre Rangordnung festgelegt werden. Bisher wurde diese nach rein morphologischen Merkmalen festgesetzt. Hennig (1950) schlägt nun vor, auf Grund des erdgeschichtlichen Alters eine absolute Rangordnung vorzunehmen. Nach ihm sind etwa Familiengruppen nach der Trias und vor der oberen Kreide, Familien nach der oberen Kreide bis ins ältere Tertiär entstanden. So bestechend eine solche absolute Rangordnung wäre, besonders bei tiergeographischen Untersuchungen, so dringend ist doch vor ihr zu warnen. Hennig läßt völlig außer acht die ganz verschiedene Evolutionsgeschwindigkeit der einzelnen Tiergruppen sowohl untereinander als auch im Gesamtverlauf der jeweiligen eigenen Phylogenie. So weist Simpson (1951) nach, daß sich die Raubtiere durchschnittlich zehnmal schneller entwickelt haben als die Muscheln, und Osche (1961) zeigt überzeugend, daß die bisherige Überfamilie der *Ascaridoidea* ebenso alt ist wie der Stamm der Vertebraten, nach Hennig also zum Stamm erhoben werden müsse. In wie viele Tierstämme würden dann die Insekten zerfallen? Oder sollen wir alle Wirbeltiere von nun ab nur noch als Ordnung führen? Die gesamte bisherige Hierarchie des Systems würde zu einem

Chaos werden, alte Tiergruppen würden in unendlich viele Kategorien zerfallen, junge in wenige zusammengedrängt werden müssen. Für einen Zoologen, scheint mir, ist das Wesentliche der Organisationstyp eines Tieres. Hier gilt nach meiner Meinung unbedingt das Primat der Morphologie, das heißt grundsätzlich die Beibehaltung der heutigen morphologischen Methode der Festlegung der Rangordnung.

3. Noch einem anderen Vorschlag von Hennig (1950) möchte ich widersprechen. Er entwickelt ein streng genealogisch aufgebautes phylogenetisches System, das sich stets dichotom gliedert. Schon darüber, ob die Artentstehung wirklich immer dichotom erfolgt, ob nicht gleichzeitig oder sehr schnell nacheinander aus einer Art mehrere neue entstehen können, ließe sich streiten. Entscheidend aber ist nun, daß in den phylogenetisch älteren Verzweigungen Schwestergruppen entstehen, die eigene Gruppenbenennungen erhalten sollen. Bei den zahllosen im Laufe der Phylogenie erfolgten Verzweigungen müssen ebenso zahllose Kategorien entstehen, wie es etwa das System der Schmetterlinge nach Hennig (1953) andeutungsweise zeigt. Hier wird die Taxonomie praktisch einfach überfordert. Auch in einem phylogenetischen System ist es unmöglich, den gesamten Stammbaum des Tierreiches nomenklatorisch wiederzugeben. Das läßt sich, falls notwendig, durch eine Skizze leicht zusätzlich ausdrücken. Zudem können wir den wirklichen genealogischen Verlauf der Evolution in den wenigsten Fällen und werden ihn vielfach nie oder nur über die verschiedensten Hypothesen erschließen können. Eine solche Methode muß daher zu sehr gewagten Spekulationen führen. Und schließlich werden durch sie völlig einheitliche Gruppen vielfach ganz zerrissen. Nehmen wir an, aus drei Arten einer wohlumrissenen noch weitere Arten umfassenden Gattung haben sich in einer Reihe von Schritten drei weitere Gattungen entwickelt. Die ursprüngliche Gattung ist noch heute vorhanden, deutlich abgegrenzt gegen die drei. Nach dem genealogischen Prinzip muß sie zerrissen werden und in irgendeiner Weise je nach der Verwandtschaft den drei anderen Gattungen zugeordnet werden. Das führt zu einer Zerreißung natürlicher, leicht ansprechbarer Einheiten. Auch hier wird die Taxonomie ebenso überfordert.

4. Die Gefahr der Zerreißung scheinbar einheitlicher Gruppen von den Gattungen bis zu den Stämmen droht aber noch von einer ganz anderen Seite her. In einem phylogenetischen System soll jede Gruppe monophyletisch sein. Huxley (1958) weist nun darauf hin, daß es bei der Höherentwicklung (Anagenese) der Tiere zu gewissen Entwicklungsstufen, „grades“, kommt, die nicht monophyletisch entstanden sind. Als Beispiele nennt er unter anderem die Teleostee, die Amphibien und Reptilien. Solche Grade gibt es in großer Zahl. Sie müßten in einem rein phylogenetisch aufgebauten System in ihre monophyletischen Gruppen, „clades“ nach Huxley, aufgespalten werden. Auch Huxley, der ein ausgesprochener Vertreter des „natürlichen Systems“ ist, kann sich nicht entschließen, diesen Schritt der Zersplitterung so gut umschriebener Gruppen zu tun. Er schlägt vor, diese polyphyletischen Einheiten bestehen zu lassen und zu kennzeichnen durch das Vorwort grade, also Grad(e)genus, Grad(e)familien, Grad(e)klasse usw., eine Lösung, der man sich, glaube ich, anschließen sollte.

Ich habe meine Ausführungen unter das Thema der zweifachen Aufgabe der Systematik gestellt, der ordnenden Klassifikation oder Taxonomie und der phylogenetischen Forschung der new systematics oder des natürlichen Systems. Ich hoffe einerseits gezeigt zu haben, daß ein „natürliches“, phylogenetisch geordnetes System unbedingt anzustreben ist und einige Wege gewiesen zu haben, auf welchen man es erreichen kann. Ich konnte andererseits nicht verschweigen, daß sich aus den stets neuen Ergebnissen der Evolutionsforschung laufend Änderungen ergeben, die die Stabilität der ordnenden Taxonomie gefährden. Darum habe ich versucht, durch Kompromißvorschläge beiden Seiten der Systematik gerecht zu werden. Eine dauernde Stabilität des Systems wird auf lange Zeiten hin selbst in den höheren Tiergruppen unerreichbar sein; doch lassen sich meiner Ansicht nach

ständige, allzu umwälzende Änderungen in der Taxonomie durch gewisse Konzessionen vermeiden. Die starke internationale Diskussion aller dieser Fragen zeigt, wie lebendig auch heute die Systematik als Grundlage der Zoologie ist.

LITERATUR

- BROWN, W. J. (1959): Taxonomic problems with closely related species. *Ann. Rev. of Entomology*, 4, 77—98. — CAIN, A. I. (1959): Die Tierarten und ihre Entwicklung. Fischer, Jena. — EMDEN, F. I. van (1957): The taxonomic significance of the characters of immature insects. *Ann. Rev. of Entomology* 2, 91—106. — FITTKAU, E. J. (1960): Über phylogenetische Entwicklungsreihen bei Chironomiden im Metamorphose- und Imaginalstudium. *Zool. Anz.*, 164, 401—410. — HENNIG, W. (1948—1950): Die Larvenformen der Dipteren, Teil 1—3. Berlin. — HENNIG, W. (1950): Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Deutscher Zentralv. Berlin. — HENNIG, W. (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. *Beitr. zur Entomologie*, 3, Sonderheft, 1—85. — HUXLEY, J. (1940): *The new Systematic*. Clarendon Press. Oxford. — HUXLEY, J. (1958): Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades in HEDBERG, O.: *Systematics of to-day*. *Acta Universitatis Upsalensis*, 6, 21—39. — ILLIES, J. (1961): Phylogenie und Verbreitungsgeschichte der Ordnung Plecoptera. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 54. Jahresvers., *Zool. Anz. Supplbd.* 24 (im Druck). — MICHENER, Ch. D. and SOKAL, R. R. (1957): A quantitative approach to a problem in classification. *Evolution*, 11, 130—162. — OSCHKE, G. (1961): Aufgaben und Probleme der Systematik am Beispiel der Nematoden. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 54. Jahresvers., *Zool. Anz. Supplbd.* 24 (im Druck). — RENSCH, B. (1958): Die ideale Artbeschreibung in HEDBERG, O.: *Systematics of to-day*. *Acta Universitatis Upsalensis*, 6, 90—101. — SACHTLEBEN, H. und STAMMER, H. J. (1957—1960): *Abhandlungen zur Larvalsystematik der Insekten*. Akademie-Verlag, Berlin. (1. LORENZ, KRAUS (1957): Blattwespen (Tenthredinoidea, Megalodotoidea), 339 S. 2. WERNER (1958): Kleinschmetterlingsfamilien, 145 S. 3. SWATSCHEK (1958): Wickler (Tortricidae, Carposinidae), 269 S. 4. BECK (1960): Eulen (Noctuidae), 399 S. 5. HASENFUSS: Zünsler (Pyralidae), im Druck. — SIMPSON, G. G. (1951): *Zeitmaße und Ablaufformen der Evolution*. Musterschmidt, Göttingen. — SONNEBORN, T. W. (1957): Breeding systems, reproductive methods and the species problems in Protozoa. In: *The Species Problem*. *Ann. Assoc. Adv. Sci. Washington*, 155—324. — STAMMER, H. J. (1957): Die Bedeutung der Larvalsystematik für die Entomologie. Bericht über die 8. Wanderversammlung Deutscher Entomologen, München, 151—154. — STAMMER, H. J. (1957): Gedanken zu den parasitophyletischen Regeln und zur Evolution der Parasiten. *Zool. Ang.*, 159, 255—267. — STAMMER, H. J. (1959): „Trends“ in der Phylogenie der Tiere; Ektogenese und Autogenese. *Zool. Anz.*, 162, 187—208. — WEBER, H. (1955): Stellung und Aufgaben der Morphologie in der Zoologie der Gegenwart. *Verh. Dtsch. Zool. Ges.* 48. Jahresvers., *Zool. Anz. Supplbd.*, 18, 137—159.

DISKUSSION

- E. MARTINI: Ich begrüße fast alle Ausführungen des Redners. Das natürliche System war vor Darwin da und kann daher nicht das phyletische System bedeuten. Stammer hat recht, System als Ausdruck der Blutsverwandtschaft wird Chaos. Ebenso aber führt das Indiz irgendeines Verhaltens-, physiologischen oder chromosomalen Merkmales, das sexuelle Trennung zur Folge hat, als Artkriterium benutzt, zur Überforderung der Taxonomie und zum Chaos. Zusammenfassen und Klassifikation, das sind unabdingliche Aufgaben der Wissenschaft, die bleiben werden, und andere sind als der Ausdruck der Phylogenie, die natürlich befruchtenden Einfluß haben kann. Beide große Disziplinen, Phylogenie und Genetik, müssen sich ihre eigenen Termini schaffen, die alt eingebürgerten Stufen der Klassifikation der Systematik überlassen, deren Möglichkeiten bis zur Art alten Stils gehen. Ihre Analyse ist die Aufgabe der Genetik.
- R. R. SOKAL: Ich möchte Herrn Kollegen Stammer zu seinem ausgezeichneten Vortrag gratulieren. Nur in zwei Punkten kann ich ihm nicht ganz beistimmen: Das natürliche System ist nicht notwendigerweise phylogenetisch. Man sprach ja bereits fast hundert Jahre vor Darwin von einem natürlichen System. Wir erklären uns heute das natürliche System durch die Phylogenese, aber diese ist zur Definition jenes nicht notwendig. — Obwohl ich Verständnis für das Verlangen der Taxonomen für Stabilität des natürlichen Systems habe, möchte ich jedoch Stabilität nicht zu einem Fetisch erheben. Wenn die Taxonomie eine präzise Wissenschaft werden soll, dann muß sie mit einheitlichen Maßstäben gemessen werden, und falls das Verlangen besteht, daß Gruppen geteilt oder zusammengetan werden, dann können Bedenken der Stabilität nicht lange im Wege stehen.

M. S. GHILAROV: Obwohl die Systematik und die Phylogenie manche allgemeine Ziele verfolgen und die gegenwärtige Systematik die phylogenetische Entwicklung von Organismen widerspiegelt, hat die Systematik auch eigene Aufgaben, und zwar die Diagnostik der Arten und anderer Kategorien und die Feststellung der Hierarchie der taxonomischen Kategorien. Streng beurteilt existieren unter den rezenten Organismen keine solchen, die als Vorfahren anderer rezenten Gruppen zu betrachten sind. Wenn man sich die Stammgeschichte einer Tiergruppe als Gebüsch vorstellt, sind die rezenten Formen als Endzweige zu erkennen, und der Vergleich der rezenten Formen ist prinzipiell anders als der Vergleich längs der Zweige, was beim Heranziehen der paläontologischen Angaben geschieht. Die systematischen Kategorien verändern ihren Rang im Laufe der phylogenetischen Entwicklung.

Sehr wichtig ist für die moderne Systematik die von Prof. Stammer betonte Ausnutzung der Larvenmerkmale. Bis in die letzten Jahrzehnte war die Larvalsystematik unterschätzt. Der Gründer der Phylogenetik — E. Haeckel — hinderte die Ausnutzung der larvalen Merkmale, indem er sie als „Caenogenesen“, die keine Bedeutung für die Stammgeschichte haben, erklärte. Doch zeigen die neueren Angaben, daß die Caenogenesen auch ihre Phylogenese besitzen, daß man die Merkmale aller Entwicklungsstadien als gleichwertig zu beurteilen hat, wie ich auch manchmal betont habe. Die Larvalmerkmale sind von grundlegender Bedeutung für die Systematik der höheren taxonomischen Gruppen. Man muß sich doch erinnern, daß unter den Larven, infolge der höheren Plastizität der larvalen Formen, weitgehende Konvergenzen und Parallelismen verbreitet sind.

Die Ökologie ist für die Systematik kaum zu unterschätzen, da die Differenzierung der Arten in erster Linie in ihrer Ökologie und Ethologie zu suchen ist. Darum sind die ökologischen Angaben für die Systematik der niedrigeren taxonomischen Gruppen besonders wichtig — das kann man am Beispiele der „biologischen Arten“ (sensu N. A. Chlodkowsky) zeigen.

DIE GRUNDLAGEN DER NUMERISCHEN TAXONOMIE¹

ROBERT R. SOKAL²

Department of Entomology, University of Kansas, Lawrence, Kansas, USA

Etliche Forscher in England und Amerika, in der Zoologie, Botanik und Mikrobiologie, haben in den letzten Jahren die numerische Taxonomie entwickelt. Verschiedene Forscher an verschiedenen Orten begannen in unabhängiger Weise dasselbe Problem zu studieren und kamen zu ganz ähnlichen Schlüssen. Die neuen Studien scheinen auf einem Gefühl der Unzufriedenheit mit der taxonomischen Methodik und der Systematik der höheren Kategorien zu beruhen. Wahrscheinlich sind sie auch mit der Verbreitung und Entwicklung elektronischer Rechenmaschinen verbunden.

Die numerische Taxonomie ist die zahlenmäßige Auswertung der Affinität zwischen taxonomischen Einheiten und deren Verwertung zum Aufbau einer Rangordnung von Taxa. Die Hauptziele der Methodik sind Wiederholbarkeit und Objektivität, so daß verschiedene Wissenschaftler unabhängig arbeitend die Affinität zweier Organismen gleich bewerten können und müssen.

Das grundlegendste Prinzip der numerischen Taxonomie ist die strenge Absonderung stammesgeschichtlicher Vermutungen vom taxonomischen Verfahren. Taxonomische Ver-

¹ Contribution No. 1095 from the Department of Entomology, University of Kansas, Lawrence.

² This work was done while the author was a senior postdoctoral fellow of the National Science Foundation (U. S. A.) at the Galton Laboratory, University College, London. He would like to express his appreciation to the Foundation for its support and to Professor L. S. Penrose, F. R. S., for his hospitality and encouragement. Drs. H. Kalmus and P. H. A. Sneath have both contributed valuable suggestions.

wandtschaft wird allein auf Grund der gegebenen Ähnlichkeiten des Materials bestimmt. Diese sogenannte *phänetische* Verwandtschaft läßt den Ursprung der Ähnlichkeit und auch die Geschwindigkeit, mit der diese sich stammesgeschichtlich verändert hat, außer acht. Da seit fast einem Jahrhundert eine intime Verbindung zwischen taxonomischen und phylogenetischen Begriffen besteht, haben Ausdrücke wie „spezialisiert“, „primitiv“ oder „homolog“ doppelte Bedeutungen, deren Unterscheidung selten versucht wird. Die Phylogenetik ist meist nutzlos zur Klassifizierung, da in der Mehrzahl der Fälle die Stammesgeschichte unbekannt ist. Obwohl die Phylogenetik für die Existenz und die Gliederung des natürlichen Systems verantwortlich ist, ist es unmöglich, natürliche Taxa auf einer phylogenetischen Basis zu errichten, da nur ein ganz kleiner Teil der Stammesgeschichte dem fragmentären Fossilienbestand entnommen werden kann.

Homologien, mit Hilfe derer natürliche Taxa errichtet werden, werden meistens nicht paläontologisch begründet, sondern sind Wahrscheinlichkeitswertungen der unabhängigen Entstehung der besprochenen Gebilde. Entscheidungen über Homologie basieren oft auf der Gültigkeit der Klassifikation der betrachteten Taxa; da aber diese Einteilung wieder auf anderen Homologien beruht, sind Zirkelschlüsse häufig.

Die üblichen Stammbaumschemata verschärfen die Präzisionsprobleme in der Taxonomie. Auch wenn Autoren ihren Schemata phylogenetische Bedeutung absprechen, sind derartige Anspielungen in der Leserschaft häufig. Mindestens sieben verschiedenartige Tatsachen und Verhältnisse werden in der Literatur von solchen Schemata illustriert; jedoch kann man mathematisch und logisch beweisen, daß die üblichen Dendrogramme nur Abstammung (wer? von wem? und wann?), aber nicht die anderen Gesichtspunkte darstellen können.

Das wichtigste Verfahren in der numerischen Taxonomie ist die Berechnung der Ähnlichkeit. Sie beginnt mit dem Sammeln von Werten für die Merkmale der taxonomischen Gruppe, die bearbeitet werden soll. Diese Information ist möglicherweise bereits vorhanden und muß dann bloß der Literatur entnommen werden; andererseits müssen die Merkmale oft neu entdeckt und beschrieben werden. Um die Methode brauchbar und verlässlich zu machen, sind viele Merkmale, mindestens 40, aber noch besser mehr als 60 notwendig.

Alle Arten von Merkmalen sind gleichwertig: morphologische, physiologische oder ethologische. Die Gleichwertigkeit der Merkmale beruht auf dem in der Genetik allgemeinen Befund, daß es keine besonderen Gruppen oder Klassen von Genen gibt, die auf einzelne morphologische Regionen beschränkt sind oder die nur in einem einzelnen Organisationsniveau erscheinen, wie z. B. in morphologischen, physiologischen oder ethologischen Merkmalen. Eine wahllose Benützung aller Merkmale muß deshalb eine unverfälschte Stichprobe des Genotypus ergeben. Das allgemeine Vorkommen der Pleiotropie sowie auch die Kontrolle der meisten Merkmale durch mehr als eine Erbanlage bestätigen diesen Standpunkt.

Aus der Annahme der taxonomischen Äquivalenz aller Merkmale ergibt es sich, daß bei einer Berechnung der Ähnlichkeit zweier Taxa jedes Merkmal gleich gewertet werden muß. Eine derartige Methodik muß deshalb eine große Anzahl von Merkmalen statistisch verarbeiten. Erst in letzter Zeit ist das praktisch möglich und auch rentabel geworden.

Die Gleichwertigkeit aller Merkmale folgt am klarsten aus jedem Versuch der Konstruktion objektiver Maßstäbe zur Errechnung eines angemessenen Gewichtes für die ungleiche Wertung von Merkmalen. Sogar im utopischen Fall, wenn uns die genetische Formel einer Art völlig bekannt wäre, hätten wir keinerlei Basis, um einzelne Erbanlagen, seien es Zystrone, Loci oder Nukleotide, zu bewerten. Andererseits, falls wir Merkmale ungleich bewerten wollen, müssen wir aber ein Gewicht für jedes Merkmal errechnen. Wir dürfen dabei aber keinen Maßstab verwenden, der die Existenz und Definition von Taxa voraussetzt. Z. B. können wir nicht Merkmale nach ihrer Konstanz innerhalb von Taxa bewerten, da, bevor wir nicht den Umfang der Taxa definiert haben, wir die Konstanz nicht feststellen können. Eine Bewertung *a priori* ist aber logisch unhaltbar.

Der Begriff des taxonomischen Wertes eines Merkmals hat keine genaue Bedeutung. Meinen wir, daß das Merkmal mehr oder weniger wert ist, weil wir daran mehr oder weniger interessiert sind? Das wäre wohl eine sehr einseitige Beweisführung! Ruht der Wert auf irgendeiner grundlegenden inneren Wichtigkeit des Merkmals, dann kann das nur heißen, daß das Merkmal in Wirklichkeit eine Anzahl anderer Merkmale zusammenfaßt. Falls wir diese anderen Merkmale kennen, dann haben wir sie einzeln zu benützen — also wertet sich das Merkmal automatisch; falls nicht, dann ist aber der Wert des ersten Merkmals nur mutmaßlich. Falls der Wert eines Merkmals von dessen Überlebenswert abhängt, dann messen wir Lebensfähigkeit aber nicht Ähnlichkeit. Falls der Wert auf Korrelationen mit anderen Merkmalen beruht, dann hat der Extrawert auf Grund dieser, aber nicht durch ein willkürliches Gewicht errechnet zu werden. Aus diesen und noch etlichen anderen Gründen wird es klar, daß jegliche ungleiche Bewertung taxonomischer Merkmale ungerechtfertigt ist.

Zur Errechnung der Ähnlichkeit zwischen Taxa werden die notwendigen Daten als eine Matrix aufgestellt, deren Spalten die zu analysierenden Taxa und deren Zeilen die Merkmale sind. Merkmale sind von Form zu Form verschiedene Eigenschaften, wie z. B. Länge eines Organs, welche in etliche Klassen eingeteilt werden kann, oder Oberfläche einer Flügeldecke, welche in die Klassen „glatt“, „gerippt“ oder „getupft“ geteilt werden könnte. Die Klassen werden mit numerischen Schlüsselwerten kodifiziert.

Für die Berechnung der Ähnlichkeit sind drei Arten von Koeffizienten entwickelt worden. Die einfachsten sind die sogenannten Assoziationskoeffizienten. Diese beziehen sich meist auf Merkmale mit nur zwei Klassen, welche in der Mikrobiologie häufig sind. Die Merkmalsklassen werden mit Schlüsselwerten von „plus“ und „minus“ oder „null“ und „eins“ versehen. Verschiedene Koeffizienten, die auf derartigen Werten basieren, sind in der Psychologie und Ökologie erfunden worden und können in der numerischen Taxonomie verwendet werden. Sie drücken den Prozentsatz der Merkmalsübereinstimmungen unter der Gesamtzahl der Merkmale aus. Die Koeffizienten liegen deshalb meist zwischen null und eins. Sneath (1957) hat diese Methode mit Erfolg zur Klassifikation von Bakterien verwendet, und etliche Bakteriologen sind seinem Beispiel bereits gefolgt.

Die zweite Art der Ähnlichkeitsbestimmung (Sokal und Michener, 1958) beruht auf Pearsonschen Korrelationskoeffizienten zwischen Taxa. Die zu verarbeitenden Merkmalswerte können beliebig viele Klassen haben. Die Koeffizienten können zwischen -1 und $+1$ liegen, aber ihre untere Grenze liegt erfahrungsgemäß nahe Null.

Die dritte Methode bestimmt die Ähnlichkeit zwischen zwei Taxa als deren Abstand in einem n -dimensionalen Raum, dessen Koordinaten die Merkmale sind. Der Abstand wird mit einer einfachen Formel der analytischen Geometrie errechnet. Der Quadratwert des Abstandes ist vorzuziehen und nähert sich, wenn die Werte der einzelnen Merkmale vorher standardisiert werden, Pearsons Koeffizienten der rassistischen Ähnlichkeit, der für die physikalische Anthropologie entwickelt wurde. Im Gegensatz zu diesem Gebiet benützt die numerische Taxonomie viele Taxa, aber nur einen typischen (Einzel-) Wert pro Merkmal, anstatt weniger Taxa und einen Mittelwert pro Merkmal. Cain und Harrison (1958) haben eine ähnliche Methode vorgeschlagen, aber sie ist nicht statistisch einwandfrei.

Falls die Merkmale ordentlich präzisiert werden, so daß jeder Forscher ein gegebenes Taxon in die richtige Merkmalsklasse einreihen kann und falls der Ähnlichkeitskoeffizient durch eine vereinbarte Folge von Kalkulationsschritten erreicht wird, dann sind alle drei Methoden objektiv und wiederholbar in einem ersten einfachen Sinne. Stimmen die Resultate aber auch überein, wenn ein anderer Forscher mit teilweise oder ganz anderen Merkmalen eine Ähnlichkeitsstudie derselben Taxa unternimmt?

Wenn man zwei Taxa auf Grund einer Probe ihrer Merkmale vergleicht, kann man ihre Ähnlichkeit als eine Proportion der Merkmale, deren Klassen übereinstimmen, aus-

drücken. Es wird angenommen, daß die Ähnlichkeit zwischen zwei Taxa eine parametrische Proportion von Merkmalsübereinstimmungen ist, welche mit der Merkmalsprobe abgeschätzt wird. Je mehr Merkmale erprobt werden, desto gefestigter wird der Ähnlichkeitskoeffizient, und schließlich wird ein Punkt erreicht, an dem ein weiteres Studium von Merkmalen nicht mehr rentabel ist. Diese Hypothese ist plausibel und stimmt mit bisherigen Erfahrungen überein.

Nach der Errechnung der Ähnlichkeitskoeffizienten werden diese in einer matrixförmigen Tabelle aufgestellt, je ein Koeffizient pro Paar der Taxa. Eine symmetrische (Spiegelbild-) Matrix für n Taxa besteht dann aus n Zeilen und n Spalten mit Einheit in der Hauptdiagonale. Die Klassifizierung besteht aus verschiedenen Methoden, die die Struktur der Matrix offenbaren und zusammenfassen. Numerische Methoden, die sogenannten Gruppenanalysen, unternehmen eine systematische Durchsuchung der Ähnlichkeitsmatrix. Die Gruppen, die wir als Resultat der Analyse erhalten, können mit den Hügeln und Gipfeln in einer topographischen Karte verglichen werden, und die Maßstäbe für die Begrenzung einer Gruppe gleichen den Höhenlinien so einer Karte.

Die Unterschiede zwischen verschiedenen Methoden der Gruppenanalyse bestehen hauptsächlich in der Definition der Gruppen. Die Ähnlichkeit zwischen zwei höheren Taxa kann auf Grund der Durchschnittswerte der Koeffizienten der beinhalteten Taxa oder durch ein Wertungssystem der einzelnen Zweige errechnet werden. Die Methoden sind erfreulicherweise statistisch robust, d. h. daß die Resultate trotz verhältnismäßig großen Unterschieden in der Methodik nicht zu sehr variieren. Gruppen beliebiger Rangordnung können aufgestellt werden, deren Begrenzung in ganz objektiver Weise vorgenommen werden kann. Höhenlinien beliebigen Niveaus bestimmen entsprechende taxonomische Gruppen. Die Anzahl und das Niveau solcher Querschnitte sollen einem vorher bestimmten System folgen, welches in seinen Regeln von der Größe der Ähnlichkeitsmatrix abhängt. Zu viele Querschnitte würden eine zu feine Klassifizierung ergeben, zu wenige dagegen würden die Struktur nicht zur Gänze bloßlegen. Da das Ziel des Systematikers in den Grundregeln des Klassifikationsprozesses enthalten sein muß, dürfen die Regeln, wenn einmal festgelegt, nicht während der Analyse geändert werden. Die Anwendung verschiedener Maßstäbe in verschiedenen Teilen des Verwandtschaftsschemas wäre direkt gegen das Bemühen, die Systematik auf eine streng quantitative Basis zu bringen.

Die Aufstellung einer taxonomischen Hierarchie führt zu Nomenklaturproblemen. Man kann versuchen, Ähnlichkeitsniveaus für Gattungen, Familien und dergleichen zu definieren, aber da diese Begriffe evolutionäre und andere Nebenbedeutungen haben, sind neue Ausdrücke für die von der numerischen Taxonomie errichteten Gruppen vorzuziehen. Man kann diese einfach Phänone nennen und sie mit einer das Ähnlichkeitsniveau bezeichnenden Ziffer versehen. Beispiele von Gruppen wären ein 90-Phänon oder ein 75-Phänon.

Einige Schlußbetrachtungen: Ist es berechtigt, phänetische Analysen zu machen, wenn die Konvergenz analoger Merkmale Ähnlichkeiten vorweisen, die mit Verwandtschaft nichts zu tun haben, und wenn die Inkongruenz zwischen Merkmalen verschiedener Entwicklungsstufen derselben Art irreführende Unterschiede zeigen? Im strengen Sinne ist diese Frage nicht treffend. Denn wenn phänetisch klassifiziert wird, kann die Phylogenese bewußt ignoriert werden. Jedoch sind sich die numerischen Systematiker darüber hinaus einig, daß in den meisten Fällen die Effekte der Konvergenz weitaus überschätzt werden. In Anbetracht der vielen Merkmale, die studiert werden, ist es sehr unwahrscheinlich, daß mehr als eine relativ kleine Anzahl von Merkmalen konvergent sein kann. Auf Grund von hundert oder mehr Merkmalsvergleichen wird eine bienenähnliche Syrphide immer mit den Fliegen und nicht mit den Bienen klassifiziert werden.

Die Beziehung der Phylogenetik zur numerischen Taxonomie ist ein noch unbearbeitetes Gebiet. Das gegenwärtige Ziel der letzteren ist die Präzisierung der Ähnlichkeitskoeffi-

zienten und deren Verwendung zur Aufstellung stabiler Gruppen. Die Benützung dieser Resultate zu phylogenetischen Schlüssen steht natürlich jedem frei.

Schließlich, wie praktisch ist die numerische Taxonomie? Kann der praktizierende Taxonome sie bereits verwenden? Die Antwort ist entschieden ja! Die notwendigen Rechnungen sind zwar umfangreich, aber mit der jährlich wachsenden Verbreitung elektronischer Rechenmaschinen, die fast jeder Universität Zugang zu so einer Maschine gibt, ist es schon sehr leicht und rentabel, solche Rechnungen durchzuführen. Auch wenn noch nicht überall statistische Auswertstellen vorhanden sind, können Daten bereits an solche Stellen versandt werden, und es ist zu erwarten, daß eine routinemäßige Verarbeitung solches taxonomischen Materials an verschiedenen Orten erfolgen wird. Die Hauptschwierigkeit und die Hauptarbeit liegen heute bereits im Sammeln und im Studium des Materials und nicht in der Analyse und Klassifizierung.

L I T E R A T U R

CAIN, A. J. and G. A. HARRISON (1958): An Analysis of the Taxonomists' Judgement of Affinity. *Proc. Zool. Soc. Lond.* 131: 85—98. — SNEATH, P. H. A. (1957): The Application of Computers to Taxonomy. *Jour. Gen. Microbiol.* 17: 201—226. — SOKAL, R. R. and C. D. MICHENER (1958): A Statistical Method for Evaluating Systematic Relationships. *Univ. Kansas Sci. Bull.* 38: 1409—1438.

D I S K U S S I O N

W. WAGNER: Es ist möglich, für eine größere Gruppe voraussetzungslos einen Stammbaum und ein phylogenetisches System aufzubauen. Dafür ist eine Wertung der Merkmale in bestimmter Weise notwendig und möglich.

Rensch erkennt in der Phylogenese zwei verschiedene Erscheinungen, die Anagenese, das ist die Höherentwicklung, also die Ursache dafür, daß die Äste des Stammbaumes aufrecht stehen, und die Kladogenese, die Ursache für die Verzweigung des Stammbaums. Bei einzelnen Merkmalen sind Entwicklungstendenzen zu erkennen, die zu einer Höherentwicklung führen. Diese Merkmalsanagenesen sind daran zu erkennen, daß sie parallel laufen. Sie lassen sich in einzelne Stufen zerlegen, die nach Graden bewertet werden können. Werden die für jede Art errechneten Werte addiert, läßt sich für jede Art ein Gesamtwert errechnen, der eine anagenetische Einstufung aller Arten ermöglicht. Erst nach der Aufstellung dieser Stufenordnung sind die kladogenetischen Merkmale zu erkennen, die zu einer Trennung der Stammesreihen führen. Nach diesen Untersuchungen kann ein Stammbaum konstruiert werden, dessen Ordinate die Anagenese und dessen Abszisse die Kladogenese bedeuten und aus dem erkennbar wird, in welchem Grade die einzelnen Arten konservativ oder fortschrittlich organisiert sind. Nach diesem Stammbaum ist die Taxonomie der Gruppe zu lösen.

Diese Möglichkeit sollte an einer Familie der *Homoptera-Cicadina* aufgezeigt werden, doch war es wegen der Kürze der in der Debatte zur Verfügung stehenden Zeit nicht möglich, dieses Vorhaben zu Ende zu führen.

G. SHAROV (Moscow): As to lower categories of the system the quantitative analysis is acceptable. But upper categories reflect mostly not quantitative diversities but qualitative ones, and no electronic machine can only phylogenetical relationship but qualitative diversities too.

R. EHRLICH: In disagreement with Dr. W. Wagner would say that it is the taxonomist, not the computer, who is incapable of considering at once the complex interrelationships of a large group of organisms, when these interrelationships must be evaluated by the consideration of more than 50 characters. In addition I would point out that Dr. Sharov chose a very poor example to illustrate his confusion about the applicability of quantitative methods to groups such as classes. The class Reptilia is phenetically, not phylogenetically, based (the protestations of herpetologists notwithstanding). Indeed, phyletically the birds and the archosaurs (crocodiles etc.) diverged more recently than the archeosaurs and the lizards. Yet we recognize the phenetic (static) relationship which would be established quantitatively, by placing the most similar organism in the same class, i. e., the archeosaurs and lizards in the reptilia.

J. ILLIES: Die Maschine kann rechnen und zählen —, es bleibt jedoch das Primat des Menschen zu werten! Der Einbruch der modernen Technik in die Gefilde der Systematik ist ein aufregendes Schauspiel: man wird hier Zeuge, wie der Mensch sich aus dem stolzen Gedankengebäude, das er in vielen Generationen aufgebaut hat, mit Hilfe von selbstkonstruierten Maschinen vertreibt. Je vollkommener diese Maschine funktioniert, um so überflüssiger wird der Systematiker. Am Ende der Entwicklung steht der vollkommen sich selbst dienende Wissenschaftsroboter!

Man wird mit Hilfe solcher Apparate die Bewältigung des Quantitativen sicher zu hoher Vollkommenheit treiben können. Im Biologischen und speziell in der Morphologie geht es aber um Qualitäten, die erkannt und gewertet werden müssen. Gestalt, Typus, Habitus —, alles dies sind Phänomene, dem Systematiker durchaus vertraut, die man erst zerschlagen müßte, um ihre anorganischen Bruchstücke als Zahlen und Formeln in das Zählwerk einer Maschine zu füllen. Man würde bei diesem Prozeß auch alles das verlieren und zerschlagen, was mühsam erarbeitet und als Erfahrungsschatz des „zuständigen Systematikers“ von höchstem Wert für die wissenschaftliche Bewältigung einer Organismengruppe ist: das Wissen um evolutive Trends, das „Gefühl“ für Zusammengehörigkeit oder Fremdheit, für Homologie oder Konvergenz, und schließlich das sichere Urteil, mit dem Wichtiges gewertet und Unwichtiges vernachlässigt wird.

Antwort an die Diskussionsredner (von R. R. Sokal)

W. WAGNER: Das von Ihnen erwähnte Beispiel in den Zikaden könnte wohl von den meisten Anwesenden in deren Spezialgruppen wiederholt werden. Es kann aber nicht als Beweis gegen meine Argumente verwendet werden, da ja gerade in so einem Beispiel der Zirkelschluß, vor dem ich warnte, ganz deutlich hervortritt. Wenn die Merkmale mit Unterfamilien übereinstimmen, dann muß das heißen, daß entweder diese Gruppen auf Grund der Merkmale errichtet worden sind (die Übereinstimmung ist dann natürlich selbstverständlich!) oder daß die Merkmale mit anderen korrelieren, auf Grund derer die Unterfamilien zuerst errichtet worden sind. Wir müssen uns dann aber fragen, mit welcher Berechtigung die erste Gruppierung unternommen wurde und ob andere korrelierte Merkmale nicht gefunden hätten werden können, die die Familie in anderer Weise unterteilte.

Dr. SHAROV möchte ich sagen, daß bereits längst mathematische Methoden existieren, um qualitative Eigenschaften in quantitative zu transformieren, und daß aus diesem Grund eine Trennung von Systematik der niederen und höheren Kategorien unberechtigt ist. Jede Methode, die Merkmale gleichwertet aber nur wenige verwendet, muß fehlschlagen, und Kritik unserer Methoden, basierend auf mißratenen Studien, die nur wenige Merkmale verwerteten, ist nicht gerechtfertigt.

J. ILLIES: Es stimmt nicht, daß Maschinen nicht denken und werten können. Wenn wir die Überlegungen des Taxonomen genau definieren und präzisieren, kann man natürlich eine Maschine instruieren, diese Vorgänge zu unternehmen. Der Vorteil der Maschine ist, daß sie rascher und unbeeinflussbarer als der Mensch ist, aber hauptsächlich, daß sie viel mehr Information verarbeiten kann, als es einem Menschen möglich ist. Ein Vorteil ist es auch, daß bei der Programmierung der Maschine der Taxonome sein ganzes Verfahren durchdenken muß und sich nicht seinem „Gefühl“ hingeben kann. Es ist auch nicht denkbar, daß Ihre Furcht, daß diese Maschinen die Taxonomen verdrängen werden, realistisch ist. Ich habe bereits in meinem Vortrag betont, daß die Materialsammlung und das Studium der Merkmale und hauptsächlich die Verwertung der Resultate weiter Provinz des Taxonomen bleiben. Nur diese Schritte, die besser mit der Maschine durchgeführt werden können, werden automatisiert.

LORKOVIC: Bisher sind nur geringe Unterschiede zwischen der orthodoxen und der numerischen Taxonomie gefunden worden, da nur bereits gut bearbeitete Gruppen verwendet worden sind.

SOME THOUGHTS ON ARTHROPOD PHYLOGENY

ANKER NIELSEN

Universitetets Zoologiske Museum, København, Danmark

Within the group Arthropoda several lines of evolution can be traced. The vast majority of recent and many extinct Arthropoda belong to the two well-defined main divisions Mandibulata and Chelicerata, both comprising marine as well as terrestrial forms. The terrestrial Arthropoda probably are the animals which are best adapted to this mode of life, and it is interesting to note that we find the same adaptations in the Mandibulata and in the Chelicerata:

1. An elaborate cuticle, externally consisting of an extremely thin layer of cuticulin, the chief function of which seems to be that of a suitable substratum for the deposition of a waterproof wax-layer. It is in the first place this structure which enables even very small Arthropoda to occupy even very dry habitats.

2. Thin-walled, eversible coxal sacs. It has been experimentally proved that these are structures capable of uptake of water in surroundings where moisture is present only as a thin film which does not allow the animals to drink. Eversible coxal sacs are found only in the primitive members of the two groups. The perfection of the waterproof cuticle no doubt has made them superfluous in the higher forms.

3. Respiration by means of tracheæ. In active terrestrial animals this is the most efficient way of respiration, since the tracheæ convey the oxygen directly to that place where it is required. When the Vertebrata during their evolution changed from aquatic to terrestrial life, they "chose" another way, namely the development of lungs, which made a rebuilding of the circulatory system necessary. In the lower groups of terrestrial Vertebrata in which this rebuilding has not been completed, respiration is rather inefficient, and the animals therefore very sluggish. This is but one example showing that respiration by means of tracheæ is superior to that by means of lungs.

It is of course possible that any of these adaptations might have evolved independently in the Mandibulata and in the Chelicerata. In my opinion, however, it is rather unlikely, considering the complicated nature of the adaptations. And it seems very unlikely that all three should have evolved independently. The inference is that the Arthropoda were terrestrial at the time when the ways of the Mandibulata and the Chelicerata parted. Two of the adaptations mentioned above (2 and 3) are evolved already in the Onychophora, and the cuticle in this group shows at least an approach to conditions found in the higher Arthropoda. Thus there is evidence that the Arthropoda were terrestrial already at the Onychophoran level.

The theory I shall venture to put forward is that the Arthropoda originally was a terrestrial group, derived from some annelid-like ancestor which had shifted its habitat from the sea to the sea-shore, and that all marine groups, including the Trilobita and the Crustacea, are secondary marine. It may be mentioned, also, that jointed legs, characteristic of the Euarthropoda, very likely can be considered an adaptation to locomotion on the dry land.

It may seem a paradoxical thought that a group like the Crustacea should be secondary marine. If true, it is not, however, without parallels in another animal phylum. No one doubts that the whales are derived from terrestrial ancestors. It is a general opinion that the ancestors of the Teleostei, one of the most important groups of marine animals, led, not a terrestrial, but an amphibian life. And in the turtle family Dermochelyidæ there is evidence that it twice during its evolution has shifted its habitat from land to sea.

DISCUSSION

M. S. GHILAROV: The majority of Dr. Nielsen's data are in very good accordance with those of mine, I have published in numerous papers and communicated at the previous Entomological Congress in Montreal and at the Zoological Congress, London, 1958. To the properties, which had been evolved in Arthropods in the course of adaptation to the terrestrial life mentioned in the paper of Dr. Nielsen it is necessary to add the following ones:

Uricothelic metabolism, the excretory organs of Malpighian tubes type or the deposits of excretory products in inert form in special cells, in fat body, under the cuticle etc. and such a adaptation, as the obtaining of metabolic water from fat deposits in dry conditions. A very important adaptation of terrestrial animals is the internal insemination, which has been developed on the base of external through the interno-external one, as in Thysanures, Collembols, Scorpions and other forms connected with soil (Ghilarov, Zool. Zhurn. N 5, 1958).

But I quite disagree with Dr. Nielsen in many respects. The tracheal system could emerge and develop on the base of primarely permeable cuticle of skin respirating aquatic forms, as the examples of land Polychaets prove.

Quite incorrect ist to suppose that the Trilobites had been secondary water dwellers. The king-crab *Limulus* is the only representor of Arthropods with specially external insemination which is also characteristic to lower Annelids. The Xiphosura are the most close to trilobites among the recent forms. Therefore there is no reason to suppose the internal insemination in Trilobites and subsequently their terrestrial origin.

The cuticle of Onychophora is of quite another nature a chemical composition than in Arthropods.

The Mandibulata is a quite artificial group, as all modern studies proves and the Crampton view-point has only historical interest.

I am sorry also to say, that the hypothesis of Dr. Nielsen on the terrestrial origin of the Arthropod phylum as a whole is not a new one. It had been formulated by Foxon, 1938, and almost a century ago by Simrooth in his outstanding work „Die Entstehung der Landtiere“. But this hypothesis was regarded by all zoologists as a paradoxal one and unfortunately there are no new data in this respect in Dr. Nielsen's paper. But the class of Insects is within the Arthropod's phylum of true terrestrial origin from terrestrial Myriapod-like ancestors.

ANKER NIELSEN: Time does not allow me to enter upon all the questions raised by Professor Ghilarov, but I shall mention three important points. First, it was said that the evolution of tracheae has required a permeable cuticle. Very probably the tracheae, which are present already in the Onychophora, have evolved before the cuticle became waterproof. Still, the fact that the cuticle is impermeable to water from the inside to the outside does not mean that it is impermeable to oxygen from the outside to the inside. Many small Arthropoda have secondarily acquired general cutaneous respiration, though their cuticle is still waterproof. Further, it was said that the Xiphosura cannot possibly have terrestrial ancestors, since they have external insemination. Nevertheless, some primitive terrestrial Arthropoda, e.g. the Thysanura and the Collembola, do have external insemination. Finally, some may claim that the Mandibulata is an artificial group. On my part, I claim that it is a very natural group.

DE L'EVOLUTION DANS LES INSECTES. ESSAI CRITIQUE

J. P. CANCELA DA FONSECA, Lisbonne

Lors du Xe Congrès International d'Entomologie (1956), nous avons eu l'occasion d'écrire quelques notes sur la théorie défendue par M. S. Ghilarov. Elles étaient dictées par des observations personnelles, notamment dans le cas des cochenilles des agrumes et des insectes des produits emmagasinés.

Naturellement celles-ci n'étaient qu'une simple hypothèse de travail, étant donné que les recherches complémentaires encore restreintes.

Mais, la théorie de Berlese (1913), considérant les stades juvéniles des Holometabola comme des embryons incomplètement développés par rapport à ceux des Hemimetabola; et les mœurs bio-écologiques des deux groupes, démontrant une plus grande spécialisation dans le premier que dans le second, avec ses formes plus évoluées; paraissent se contredire.

Ainsi, notre idée de chercher des arguments qui pourraient nous éclaircir sur cette apparente ou réelle contradiction. Arguments que nous avons trouvés dans la réfutation de la théorie de Berlese (Wigglesworth, 1954).

Le point de départ pour l'étude de l'origine et l'évolution des insectes nous a été donné par Ghilarov en 1956. L'intérêt de l'essai critique que nous faisons de cette théorie a pour base non seulement notre idée, mais l'appui des différents auteurs cités dans le texte.

L'importance du sol dans l'origine des insectes avait été déjà défendue par Hinton en 1953, qui n'admettait pas la théorie des mœurs aquatiques des insectes primitifs.

Ghilarov, étant d'accord avec cette théorie, cherche à faire l'analyse des problèmes de la phylogénie animale du point de vue écologique. Il établit une correspondance entre la série phylogénétique: Annelides — Myriapodes — Insectes, et la série habitats: Eau — Sol — Air. Le sol, habitat naturelle des représentants plus primitifs des invertébrés terrestres: *Onychophora*, *Myriapoda*, *Insecta Apterygota*, est considéré le milieu (ambient) intermédiaire entre l'eau et l'air, comme cela « peut être prouvé par la présence dans les insectes du sol de nombreuses particularités caractéristiques aux invertébrés aquatiques ».

De cette façon, il est plus facile de comprendre, selon l'auteur, l'origine des principaux types de développement des *Pterygota*.

« Les stades juvéniles des insectes primitifs étaient habitants du sol, tandis que les adultes venaient à la surface de celui-ci pour l'accouplement et la dispersion. »

« L'évolution ultérieure prenait deux directions:

a) Les stades juvéniles acquièrent des mœurs de vie semblables à ceux des adultes sortant de l'œuf à une phase avancée de différenciation (*Hemimetabola*);

b) Les adultes acquièrent des mœurs adaptés à la dispersion tandis que les formes juvéniles maintinrent des mœurs primitives (p. e., dans le sol), dans des conditions favorables d'alimentation et d'humidité, émergeant des œufs dans un état morphologique plus primitif (*Holometabola*) ».

Donc, à la base de cette théorie nous pouvons apercevoir la théorie de Berlese, aussi défendue par Heslop-Harrison (1958) entre autres; théorie qui paraît insoutenable en accord avec les recherches les plus récentes (Hinton, 1955; Snodgrass, 1954; Wigglesworth, 1954; et autres).

Une des plus remarquables critiques est celle de Hinton (1955) faite sur la base de l'étude de la structure, fonction et distribution des pseudopodes dans les *Panorpoidea*.

Wigglesworth (1954), de sa part, considère « la métamorphose simplement comme un type de polymorphisme », en admettant que la larve et l'adulte d'une même espèce sont deux organismes indépendants, qui existent déjà de forme latente dans l'embryon, et capables d'évolution séparée. De cette façon plus les mœurs entre l'adulte et la larve sont divergentes plus grandes sont les différences entre les deux formes. La puppe vient établir cependant la liaison morphologique entre la larve et l'adulte d'espèce déterminée, et peut être considérée « comme le produit de l'évolution indépendant d'une forme, dans un organisme polymorphique, adaptée à des nécessités écologiques et anatomiques de l'espèce en question ». La larve n'est pas cependant un organisme qui quitte l'œuf dans un stade tardé de son développement morphologique, mais « une forme hautement spécialisée, parfaitement adaptée à ses conditions de vie », et d'autant plus spécialisée et évoluée qu'elle différencie du type campodeïforme.

Si nous comparons des différentes espèces aux stades juvéniles du type campodeïforme (Ex.: *Diplura*, *Grylloblattidae*, *Carabidae*), deux faits attirent notre attention (cf. Snodgrass, 1954):

a) La ressemblance de condicionalisme écologique, comme insectes dont la biologie est liée au sol;

b) La ressemblance de mœurs biologiques entre les formes juvéniles et les adultes.

Parallèlement, à part le cas particulier des insectes aquatiques, nous pouvons constater que la ressemblance de comportement biologique entre les « nymphes » et les adultes des *Hemimetabola* est, d'une façon générale, bien marquée, en contraste avec la nette spécialisation larve-adulte dans le cas des *Holometabola*, spécialisation que s'ébauche déjà, de façon évidente, dans les *Coccoïdea* (cf. Snodgrass, 1954). À cette plus grande spécialisation, et cependant divergence larve-adulte, correspond à peine l'apparition d'une nouvelle forme évoluée — la puppe, qui selon Davies (1958) est équivalent aux anciens « instars » pré-adultes des plus récents *Exopterygota*, et qui selon Du Porte (1958), Hinton (1948) et Snodgrass (1954) n'est plus que le premier « instar » de l'adulte. Du Porte croit même qu'on ne peut pas considérer la puppe comme une forme nouvelle, mais simplement comme l'ancestral premier « instar » de l'adulte qui évoluant dans ce sens particulier a rendu possible l'évolution et l'extrême divergence de la larve.

En 1957, Ghilarov accroit sa théorie des deux points suivants, qui la rapprochent encore de ce que nous venons de dire, en maintenant le double principe de l'éclosion des formes juvéniles en des états morphologiques plus avancés ou plus retardés:

a) « L'analyse comparative des formes larvaires des récents *Holometabola* montrent que les formes oligopodiques (thysanuroïde, campodeoïde) sont les plus primitives. Tous les autres types larvaires se sont différenciés de ce type et peuvent être regardés comme la conséquence de l'adaptation à des conditions écologiques particulières »;

b) « La ressemblance entre les stades juvéniles et les adultes des *Hemimetabola* est due à la ressemblance de conditions écologiques environnant l'organisme pendant son ontogénie ».

En conclusion nous pouvons synthétiser la théorie développée par Ghilarov de la façon suivante:

1. Pendant leurs stades juvéniles les insectes primitifs habitaient le sol; les adultes venaient à la surface et là se disloquaient pour l'accouplement et la dispersion;

2. Quand les mœurs des insectes actuels, aux stades juvéniles, sont plus ou moins liés au sol comme habitat, les « nymphes » (*Hemimetabola*) et les larves (*Holometabola*) présentent une configuration plus ou moins campodeïforme (*Ametabola*);

3. Dans les *Hemimetabola*, d'une façon générale, les adultes et les « nymphes » maintiennent des habitudes de vie semblables et leur évolution fut lente, empêchant l'apparition de formes d'adaptation bien différenciées (on ne considère pas le cas des formes aquatiques produit d'une évolution de type particulier);

4. Dans les *Holometabola* s'établirent deux lignes d'évolution différenciées (larve-adulte), avec le développement d'une troisième forme évolutive (puppe); les mœurs de larves et des adultes devinrent divergentes, l'adulte et la larve atteignant des formes hautement adaptées et spécialisées; cette spécialisation s'ébauche déjà, de façon évidente dans certains *Hemimetabola*, comme par exemple les *Coccoïdea*.

Nous voulons remercier ici tous ceux qui nous ont aidé, soit avec leurs conseils, soit avec leur critique.

BIBLIOGRAPHIE

- BERLESE, A. (1913): Intorno alle metamorfosi degli insetti *Redia*, 9: 121—136. — DAVIES, R. C. (1958): The Terminology of the Juvenile Phases of Insects. *Trans. Soc. Brit. Ent.*, 13: 25—36. — DUORTE, E. M. (1958): The Origin and Evolution of the Pupa. *Canad. Ent.*, 90: 436—439. — GHILAROV, M. S. (1956): The Significance of the Soil in the Origin and Evolution of Insects. (In Russian with English summary.) *Ent. Oboz.*, 35: 487—494 (L'Importance du Sol dans l'Origine et l'Evolution des Insects. *Proc. 10th inter. Congr. Ent. 1956*, 1: 443—451. 1958). — GHILAROV, M. S. (1957): Evolution of the Postembryonic Development and the Types of Insect Larvae. (In Russian with English summary.) *Zool. Zh.*, 36: 1683—1697. — HESLOP-HARRISON, G. (1958): On the Origin and Function of the Pupal Stadia in Holometabolous Insecta. *Proc. Univ. Durham Phil. Soc.*, 13 A: 59—79. — HINTON, H. E. (1948): On the Origin and Function of the Pupal Stage. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 99: 395—409. — HINTON, H. E., (1953): Some Adaptations of Insects to Environments that are Alternately Dry and Flooded, with some Notes on the Habits of the Stratiomyidae. *Trans. Soc. Brit. Ent.*, 11: 209—227. — HINTON, H. E. (1955): On the Structure, Function, and Distribution of the Prolegs of the Panorpoidea, with a Criticism of the Berlese-Imms Theory. *Trans. R. ent. Soc. Lond.*, 106: 455—545. — [POPHAM, E. J.] (1958): The Terms "Larva" and "Nymph" in Entomology, a summary of the views of W. E. CHINA, H. HENSON, B. M. HOBBY, H. E. HINTON, T. T. MACAN, O. W. RICHARDS and V. B. WIGGLESWORTH. *Trans. Soc. Brit. Ent.*, 13: 17—24. — SNODGRASS, R. E. (1954): Insect Metamorphosis. *Smithson. misc. Coll.*, 122 (9): 1—124. — WIGGLESWORTH, V. B. (1954): *The Physiology of Insect Metamorphosis*. (Cambridge Monogr. exper. Biol., 1: 152 pp.) Cambridge: University Press.

THE ART AND PRACTICE OF KEY-MAKING IN ENTOMOLOGY

R. M. BOHART

Department of Entomology, University of California, Davis, California

The most difficult single task facing the reviser of any group of organisms is the construction of a workable key leading to identification. In preparing a key the taxonomist is called upon to use supreme judgment as he attempts to transmit his ideas in outline form. The fact that most published keys are faulty to a greater or lesser degree can be laid to a number of causes:

1. Inadequacy of material is a universal problem and one which may never be satisfactorily resolved. The reviser is usually faced with one or more species known only from one sex, and often with several which he has not seen personally but which he must include on the basis of inadequate published descriptions.

2. Reliance on characters of less than fundamental value such as color and size will usually weaken a key. This is particularly true with respect to species in so-called "difficult" groups. After deciding that one group after another on which I have personally worked is particularly "difficult", I have concluded that all groups are "difficult". Hence, the systematist who admits to working on an "easy" group is suspect on grounds of discriminative ability! Generally speaking, best characters are phylogenetic, but they should be visible. Those which are difficult to see without dissection, or which occur in only one stage or in one sex, should have a subsidiary role. Usually an exhaustive study of variation and a search for peculiarities will establish satisfactory structural points.

3. Complex or vague wording has ruined the value of many keys. A term such as "erythro-homochromatic" instead of "evenly red", or "thorax slender" when it is broader than long by actual measurement are common sorts of stumbling blocks. Measurements should be comparative and verifiable such as "2.3 times as long as broad", or "2.6 times least interocular distance" instead of "elongate" or "rather long". The qualifying expressions, "more or less", "very", "rather", and "somewhat" are usually unnecessary and often may completely cloud the issue.

4. Brevity of expression is essential. This does not mean that inclusion of two or even three key characters per couplet is not desirable, but complete descriptions in keys should be avoided. Instead of saying "the disc of the mesonotum with a shallow concavity equidistant between the wing bases", say "mesonotal disc slightly depressed medially". Economy of words will shorten long keys advantageously.

5. Simple rules of key construction should be observed. The preference for dichotomous keys is practically universal, and a perfect dichotomous key divides a group of species (or any other category) in half at each couplet. Thus, 64 species become 32, 16, 8, 4, 2, 1, and any of the species can be identified in only 6 steps. This ideal situation is achieved rarely, if ever. Any large group of species should be divided successively into as nearly equal parts as possible and the smaller units should always be taken off first. Whether 64 is divided 32—32, 24—40, or 14—50 depends upon circumstances. However, it is inexcusable to drag out one species per couplet or to carry a small group of species directly to the end of the key. Furthermore, I do not like to see a species run out at several places in a key. This is cumbersome and it can usually be resolved by recasting. Reference to comparative illustrations at difficult points in the key is always desirable. It is fortunate if both sexes can be included in a single key, but dimorphism may prevent this economy. For convenience of the identifier the author of each species should be included, in abbreviated form, at least.

In the preparation of a fairly long key involving 20 or more species it is often wise to first prepare a chart with species along the side and possible separational points across the top. In this way, groups can be established, and these divided into subgroups. After selection of the most clean-cut characters, a preliminary indented key can be made in the following pattern:

- A. Scutellum flattened and impunctate; mandible bidentate.
 - B. Propodeum toothed laterally; mesotibia yellow *tibialis* Sm
 - BB. Propodeum unarmed laterally; mesotibia black *satan* Cr
- AA. Scutellum convex and punctate; mandible tridentate.
 - B. Clypeus broader than long; apically obtuse in male *clypearis* Cr
 - BB. Clypeus longer than broad; apically pointed in male.
 - C. Flagellar segment I carinate beneath *carinatus* F
 - CC. Flagellar segment I smoothly rounded beneath *smithi* C

The indented key is easy to expand or modify because the relationships are readily visible. However, when such a key is long, the published form is wasteful of space. Using the indented type as a basis, the so-called "bracket" key can be constructed. This is the one most commonly used by modern systematists. This sort of key brackets the couplets together, is economical of space, and is generally most satisfactory. For instance:

- 1. Scutellum flattened and impunctate; mandible bidentate
 - Scutellum convex and punctate; mandible tridentate
- 2. Propodeum toothed laterally; mesotibia yellow *tibialis* Sm
 - Propodeum unarmed laterally; mesotibia black *satan* C

3. Clypeus broader than long, apically obtuse in male	<i>clypearis</i> Cr.
Clypeus longer than broad, apically pointed in male	4
4. Flagellar segment I carinate beneath	<i>carinatus</i> F.
Flagellar segment I smoothly rounded beneath	<i>smithi</i> Cr.

Customarily, a reviser has occasion to use his own key more often than anyone else for years after its publication. It may be poetic justice that the composer of a poor key should suffer for his act, but the damage may persist for fifty years or more. A good key will stand several revisions, with incorporation of newly found species, without losing its essential character.

SOME TECHNIQUES USED IN IDENTIFYING
AND RECORDING EGGS OF INSECTS

ALVAH PETERSON, Columbus

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

Unknown eggs of insects when found in the field are determined by examining the plant or repository objects for living or dead adults, similar egg masses that have hatched and produced larvae or nymphs associated with them, or by rearing the species to the adult stage.

Capturing gravid females in the field, at light lures or on baits and placing them in favorable containers for egg deposition is a satisfactory technique for obtaining eggs from many insects, especially from numerous Lepidoptera, Neuroptera, Coleoptera, Diptera, Hemiptera and other orders.

Microphotography is used to record in black and white or color the size, shape, detailed structure of the chorion and color of single eggs or masses of eggs. The time, place, repository object and manner of deposition are recorded by photography, drawings and detailed descriptions.

SEKTION Ia

HEMIMETABOLA

LA FAUNE DES ORTHOPTEROIDES DE LA YUGOSLAVIE

SONJA MIKŠIĆ

Zemaljski muzej, Sarajevo, Jugoslavija

La faune des Orthoptéroïdes de la Yougoslavie n'était traitée jusqu'aujourd'hui que partiellement. Nous trouvons les données sur les différentes espèces dans les éditions de faunes des pays étrangers ou dans des travaux particulières des spécialistes domiciles ou étrangers. Des revisions des familles ou des genres du territoire de tout notre pays, excepté les travaux de M. Beier („Die Jugoslawischen Arten der Pholidopterini“, Acad. Scien. Slov. Ljubljana, 1954, et „Die Jugoslawischen Arten der Platycleidini“, Acad. Scien. Slov. Ljubljana, 1955) et Z. Karaman („Die Höhlenorthoptere Jugoslawiens“, God. Zbor. Zemjodelsko-šumarski Fak. Skoplje, 1957/58) n'existent pas.

Les premières données sur les Orthoptères de notre pays nous trouvons dans les travaux de Scopoli (« Entomologia Carniolica, exhibens insecta Carnioliae indigena », Vindobonae, 1659—1763) sur les Orthoptères d'Idrija et de Vipava (Slovenie occidentale) ensuite dans ceux de Brunner v. Wattenwyl, qui a cité dans son „Prodromus der europäischen Orthopteren“ (Wien, 1882) toutes les espèces connues jusqu'à lors des ces insectes du territoire de la Yougoslavie d'aujourd'hui. Le premier orthoptérologue yougoslave était J. Pančić qui en 1883 a publié à Belgrade son œuvre „Orthoptera Srbije“. Quoique aujourd'hui surannée du point de vue systématique-nomenclature, cette œuvre a pourtant gardé sa valeur en conservant des différentes données zoogéographiques et écologiques.

Au cours des examinations suivantes de notre pays toutes les régions n'ont été pas également représentées. La plus grande attention était adressée aux régions dans lesquelles apparaissaient la plus masse les espèces: *Calliptamus italicus* L., *Dociostaurus maroccanus* Thunb., *Barbitistes ocskae* Charp. etc. comme dans la Vojvodina, Hercegovina, Makedonija et Crna Gora. De plus 130 œuvres importantes publiées jusqu'aujourd'hui et traitant aussi les Orthoptères de notre pays, il s'en suit que la Côte adriatique et la Serbie sont les plus examinées au point de vue faunistique, tandis que la région de Kosovo et de Metohija, aussi que la partie continentale de Crna Gora est la moins examinée. Un aperçu détaillé de la bibliographie des Orthoptères yougoslaves a été publié par A. Matvejev (« Plant Protection », XXXIV, Beograd, 1956).

La Yougoslavie est surtout un pays montagneux. Etant donné sa situation géographique et l'altitude absolue du terrain elle s'occupe une place entre les pays de hauteur modérée. 29% de la surface totale se détache à la plaine (jusqu'à 200 m), 70% à la hauteur moyenne (200 à 2000 m), tandis que 0,5% retombe à la plus grande hauteur (au-dessus de 2000 m). La plus grande partie de la plaine se trouve en Panonie qui occupe tout le nord-est de l'état. Hors de cette plaine on trouve des champs plus ou moins vastes le long des cours des fleuves, tandis que les parties du Karste représentent dans le Karste un type particulier.

Telles circonstances géomorphologiques ont dans la plus grande partie de la Yougoslavie conditionné un climat modéré avec toutes les 4 saisons bien exprimées et avec les températures modérées de toutes les saisons. Cependant sous l'influence d'autres facteurs dans les régions particulières de notre pays nous trouvons ce climat sous les formes échangées. C'est le climat méditerranéen qui domine sur la Côte adriatique et le long du cours inférieur de Vardar en Macédoine. Ses influences thermiques n'atteignent que la base du système montagneux nommé Šarskopina, tandis que dans la vallée des plus grands affluents adriatiques ils pénètrent plus profondément dans l'intériorité. Dans les régions plates de la plaine panonique le climat reçoit une forte influence continentale plus sévère. Dans la région du massif de Rodope, à l'est de la Yougoslavie,

l'influence du clima continental du nord et du méditerranéen du sud s'est formé le clima continentale modéré. Ici c'est le Povardarje qui représente la partie la plus sèche de la Yougoslavie. Ces formes principales de notre clima nous révèlent l'exactitude du proverbe de notre peuple: « Pendant que d'un côté les oranges mûrissent, de l'autre les fleuves gèlent ». Ce proverbe explique parfaitement toute la variabilité des conditions climatiques sur un territoire relativement restreint de notre pays.

Les conditions géographiques intéressantes de la Yougoslavie ont attiré depuis longtemps les biogéographes. Il existe pour ces raisons un nombre considérable de travaux sur la division biogéographique de la Yougoslavie. Cette année c'est S. Matvejev qui a effectué la division la plus récente. D'après sa division qui représente la synthèse de beaucoup de divisions connues jusqu'aujourd'hui (celles de Jakubovki, Hadži, Horvat etc.) la Yougoslavie appartient à la région Holartique, avec trois sousrégions: méditerranéen-europain, asiatique-centrale et arcto-montagneuse. Chaque sousrégion est répartie en provinces et sousprovinces. De toutes les sousprovinces en Yougoslavie c'est la sousprovince des forêts balcanique-europains centrales dont le territoire est le plus présenté, tandis que la sousprovince des forêts montagneuses méditerranéennes représente le territoire le plus petit. Les terrains sans forêts en Yougoslavie occupent plus d'une moitié de la surface totale. La durée de l'isolation territoriale pour chaque montagne et pour la zone de chaque sousprovince dans celle-ci est différente, aussi que les moments historiques concernant la survivance. Ces territoires sous forme de l'île abondent en espèces et en sousespèces endémiques. En Serbie et en Macédoine on trouve presque dans chaque montagne des arrondissements spéciales biogéographiques. Dans le monde la Yougoslavie est connue par l'abondance de petits, mais biogéographiquement, différents territoires très peu examinés. (S. Matvejev, manuscriptum, 1960.)

En tenant en vue la variabilité des conditions climatique et biogéographiques dont je viens de parler on comprendra toute la variabilité et la richesse de la constitution de la faune des Orthoptères de notre pays d'une côté et la difficulté de sa étude de l'autre.

Ce que rend l'exposé générale faunistique des Orthoptères plus difficile encore c'est la constatation qu'il est nécessaire de faire une analyse faunistique des Orthoptères au point de vue de leur repartition horizontale et verticale. Dans beaucoup de nos montagnes nous rencontrons par exemple les représentants des steppes méditerranéennes dans l'intérieur du pays sur des hauteurs moyennes tandis qu'à la Côte adriatique on les trouve aux pieds des montagnes. *Paracaloptenus caloptenoides* Br. vie sur le mont de Trebević aux environs de Sarajevo à la hauteur de 1000—1200 m., tandis qu'il n'apparaît pas dans la même montagne à des hauteurs plus au moins grandes. A la Côte adriatique nous le trouvons sur les pentes basses depuis de l'Istra jusqu'à Ulcinj. Ou par exemple les elements de la tajga holartique comme *Psophus stridulus* L. vivent toujours à des hauteurs moyennes, jamais à des hauteurs plus au moins grandes. L'œuvre de S. Matvejev a beaucoup contribué à l'éclaircissement de tels cas. En analysant les types particuliers de la repartition jusqu'aux catégories les plus inférieurs nommées par l'auteur « kraine » et « biotopi » il nous est possible de constater et expliquer l'expansion sous forme mosaïque des particulières espèces en Yougoslavie.

Le bref aperçu de l'analyse de la faune des Orthoptères à la base du travail mentionné a montré qu'en Yougoslavie les elements de la sousrégion méditerranéenne-européenne qui se rencontrent dans la région méditerranéenne, autant que dans celle de nos hautes montagnes, étaient les plus représentés. Les représentants de cette sousrégion sont: *Tetrix ceperoi* sp. *balcanica* Kar., *T. depressa* Bris., *Odontopodisma fallax* Rme., *Miramella ebneri* Gal., *M. caprai* Gal., *Anacridium aegyptium* L., *Paracaloptenus caloptenoides* Br., *Chorthippus essinensis* Kr., *Ailopus thalassinus* F., *A. strepens* Latr., *Oedipoda germanica* Latr., *O. miniata* Pall., *Acrotylus patruelis* H. Schäf., *A. insubricus* Scop., *Barbitistes ocskayi* Charp., *B. dalmatinus* B. Bienko, *Leptophyes punctatissima* Bosc., *Racocleis buccichi* Br.,

Pachytrachis gracilis Br., et plusieurs espèces de genres *Poecilimon* et *Isophya*, ensuite *Gryllomorpha dalmatina* Ocsk.

Dans les plaines, surtout dans celle de la Panonie et dans la partie orientale de la Yougoslavie les elements asiatiques-centrales cela veut dire les elements egeïques-anatoliques et ponto-caspiques comme: *Calliptamus barbarus* Costa, *Acrida hungarica* Herbst, *Celes variabilis* Pall., *Dociostaurus brevicollis* Ev., *Saga pedo* Pall., *Onconotus servillei* Fisch., et plusieurs espèces de genres *Pholidoptera* et *Metrioptera*, sont les predominants.

La séparation et l'évolution historique des particulières espèces dans nos montagnes et sur les îles ont conditionné jusqu'aujourd'hui l'existence de beaucoup d'endèmes, parmi lesquels on peut distinguer: *Poecilimon pančići* Karaman, *P. mavrovi* Karaman, *P. vodnensis* Karaman (Makedonija), *Barbitistes ocskayi* Charp., *B. dalmatinus* B. Bienko, *Mecconema varius* F. (Hrvatska, Hercegovina, Makedonija), *Rhacocleis buchichi* Br. (Hvar), *Anterastes serbicus* Br. W. (Srbija), *Pholidoptera maritima* Zeuner, *Ph. brachynota* Rme. (Hrvatska, Bosna, Hercegovina), *Ph. macedonica* Rme., *Ph. stankoi* Karaman (Makedonija), *Platycleis (Montana) macedonica* Berl. et Chop. (Makedonija), *P. montenegrina* Rme. (Crna Gora), *Metrioptera prenjica* Burr., *M. karnyana* Uv., *M. hörmani* Wern. (Hercegovina), *M. ebneri* Rme. (Makedonija), *M. knippereri* Rme. (Makedonija), *M. domogledi* Br. W. (Dunav), *Zeuneriana amplipennis* Br. W. (Banat), *Mogisoplistes novaki* Kr. (Hvar), *Troglophilus lazarpolensis* Karaman (Makedonija), *Pyrgomorpha serbica* Panč. (Srbija), *Prionotopis hystrix hystrix* Fieb. (Hrvatska, Dalmacija, Hercegovina), *Chorthippus lessinensis* Kr. (Hvar), *Odontopodisma fallax* Rme., *O. albanica* Rme. (Makedonija), *Anisolabis anulipes* Luk. (Hvar), *Chelidurella apfelbeckii* Werner (Bosna), *Ch. reiseri* Werner (Bosna). Il est évident que le nombre le plus grand d'endèmes se trouve parmi les espèces brachyptères, surtout parmi les Saltatoria.

Excepté ces endèmes purement yougoslaves on y trouve encore les soit disants endèmes balcaniques, comme: *Poecilimon affinis* Friv., *P. brunneri* Friv., *Pachytrachis gracilis* Br. et *Roseliana ambitiosa* Uv.

D'après les matériaux révisés jusqu'aujourd'hui et d'après les données de littérature concernant la Yougoslavie on a pu constaté 116 genres et 310 espèces d'Orthoptères, dont deux genres et 12 espèces ne sont présentés que dans la littérature par des données incertaines.

L'état numérique en particulier est celui-ci:

<i>Blattodea</i>	8 genres	21 espèces
<i>Mantodea</i>	4 genres	5 espèces
<i>Phasmodea</i>	1 genres	3 espèces
<i>Tettigonioidea</i>	35 genres	136 espèces
<i>Gryllacridoidea</i>	3 genres	9 espèces
<i>Grylloidea</i>	10 genres	22 espèces
<i>Trydactiloidea</i>	1 genres	1 espèces
<i>Acridoidea</i>	47 genres	100 espèces
<i>Dermaptera</i>	7 genres	13 espèces

Malheureusement il ne m'est pas possible de réaliser la comparaison détaillé de la faune des Orthoptères à toutes les faunes voisines, tout d'abord à cause du manque d'un aperçu complet de la faune de ces insectes dans beaucoup de pays voisins, par exemple: Italie, Grèce et Albanie, tandis que l'édition des faunes concernant d'autres pays et en train d'être publié. Pour ces raisons je ne fais de comparaison qu'à ceux pays dont j'ai eu des données. De cette manière j'ai constaté qu'en Bulgarie (d'après Burech et Pechev) existaient 93 espèces (sauf les *Tettigonioidea* et *Dermaptera*), en Autriche (d'après le Catalogue de 1953) 133 espèces. Si nous comparons cependant la faune des Orthoptères de la France qui est d'une surface beaucoup plus grande que notre pays et où il y a d'après la « Faune

de France » 258 espèces, nous pouvons remarquer que chez nous, sur une moindre surface le nombre d'espèces des Saltatoria est beaucoup plus grand. De même, au point de vue de la représentation abondante des espèces, nous avons l'avantage devant toute Europe centrale où d'après Harz il y a 200 espèces représentées.

Ce bref exposé nous dirige vers la conclusion qu'en Yougoslavie la faune des Orthoptères est très riche et multiple à cause des spécifiques conditions géographiques et climatiques. On y peut facilement envisager le contact de tous les éléments zoogéographiques pénétrants du nord autant que du sud et d'orient et c'est pour ces raisons qu'il est vraiment important et intéressant d'examiner ce domaine du point de vue faunistique le plus vite et le plus complet que possible.

Le rapport des ordres et des espèces des Orthoptéroïdes de notre pays et de quelques autres pays européens est:

	Yougoslavie	Europe centrale	France	Autriche	Bulgarie
<i>Blattodea</i>	21 espèces	15 espèces	27 espèces	9 espèces	9 espèces
<i>Mantodea</i>	5 espèces	1 espèces	8 espèces	1 espèces	4 espèces
<i>Phasmodea</i>	3 espèces	—	3 espèces	—	—
<i>Tettigonioidea</i>	136 espèces	72 espèces	75 espèces	44 espèces	inconue
<i>Gryllacridoidea</i>	9 espèces	3 espèces	6 espèces	3 espèces	inconue
<i>Grylloidea</i>	22 espèces	14 espèces	21 espèces	10 espèces	10 espèces
<i>Tridactiloidea</i>	1 espèces	1 espèces	1 espèces	—	1 espèces
<i>Acridoidea</i>	100 espèces	82 espèces	99 espèces	59 espèces	69 espèces
<i>Dermaptera</i>	13 espèces	12 espèces	18 espèces	7 espèces	inconue

TAXONOMY AND DISTRIBUTION

OF OLD WORLD ATRACTOMORPHINI

(Orthoptera: Acridoidea: Pyrgomorphidae)

D. KEITH McE. KEVAN and SANTOSH K. BANERJEE

Department of Entomology and Plant Pathology, McGill University, Macdonald College, Que., Canada

The tribe *Atractomorphini*, as at present understood, comprises the genera *Atractomorpha* Saussure, *Schulthessia* Bolívar, *Buyssoniella* Bolívar, *Uhagonia* Bolívar, *Minorissa* Walker, *Deraspiella* Bolívar, *Algete* Bolívar, *Omura* Walker (see Bolívar, 1884; 1905; 1909; Rehn, 1953 a) and *Mestraoides* Willemse¹, to which may be added *Pseudomorphacris* Carl, since, at the time of its erection, its similarity to the genus *Atractomorpha* was noted (Carl, 1916) and it has never been placed in any other tribe or group. Carl placed it in an intermediate position between the "Sections" *Tagastae* and *Atractomorphae* of Bolívar.

With the exception of *Atractomorpha*, all the genera are monotypic—although Thomas (1874) described a second species of *Minorissa* which has subsequently proved to be an *Atractomorpha* (Kevan, 1960). *Omura*, *Algete*, *Deraspiella* and *Minorissa* are all South American (*O. congrua* Walker from the Guianas, Venezuela and northern Brazil to Ecuador, Peru and Bolivia; *A. brunneri* Bolívar from N. E. Brazil; *D. volxemi* Bolívar from C. Brazil; and *M. pustulata* Walker² from Venezuela and Colombia). *Pseudo-*

¹ Recently synonymized with *Minorissa* by Kevan (1961).

² Erroneously called *M. pustulosa* by Rehn (1953 b).

morphacris notata (Brunner) is Burmese and Siamese, and the other genera, with the exception of *Atractomorpha*, are confined to Madagascar (*S. biplagiata* Bolívar, *B. madecassa* Bolívar, and *U. sphenarioides* Bolívar).

Throughout the *Pyrgomorphidae* the form of the epiphallus is remarkably uniform (see Dirsch, 1956), and, although there are variations in detail (Figs. 1—4), only one genus hitherto examined differs radically from the others, namely *Atractomorpha* (Fig. 6). Dirsch's figure for this genus indicates the general form, but is inaccurate, suggesting a pair of basal plates which are not present, and his figure and remarks regarding *Omura* are also incorrect—the epiphallus of this genus is quite normal for the family (Fig. 2) and very similar to those of *Algete* and *Minorissa*. In fact these three genera, and presumably *Deraspiella* also, of which only the female is known, form a distinctive group which should be removed from the Atractomorphini to a new tribe *Omurini* which thus includes all South American (but not Central American) species of *Pyrgomorphidae* (Kevan, 1961).

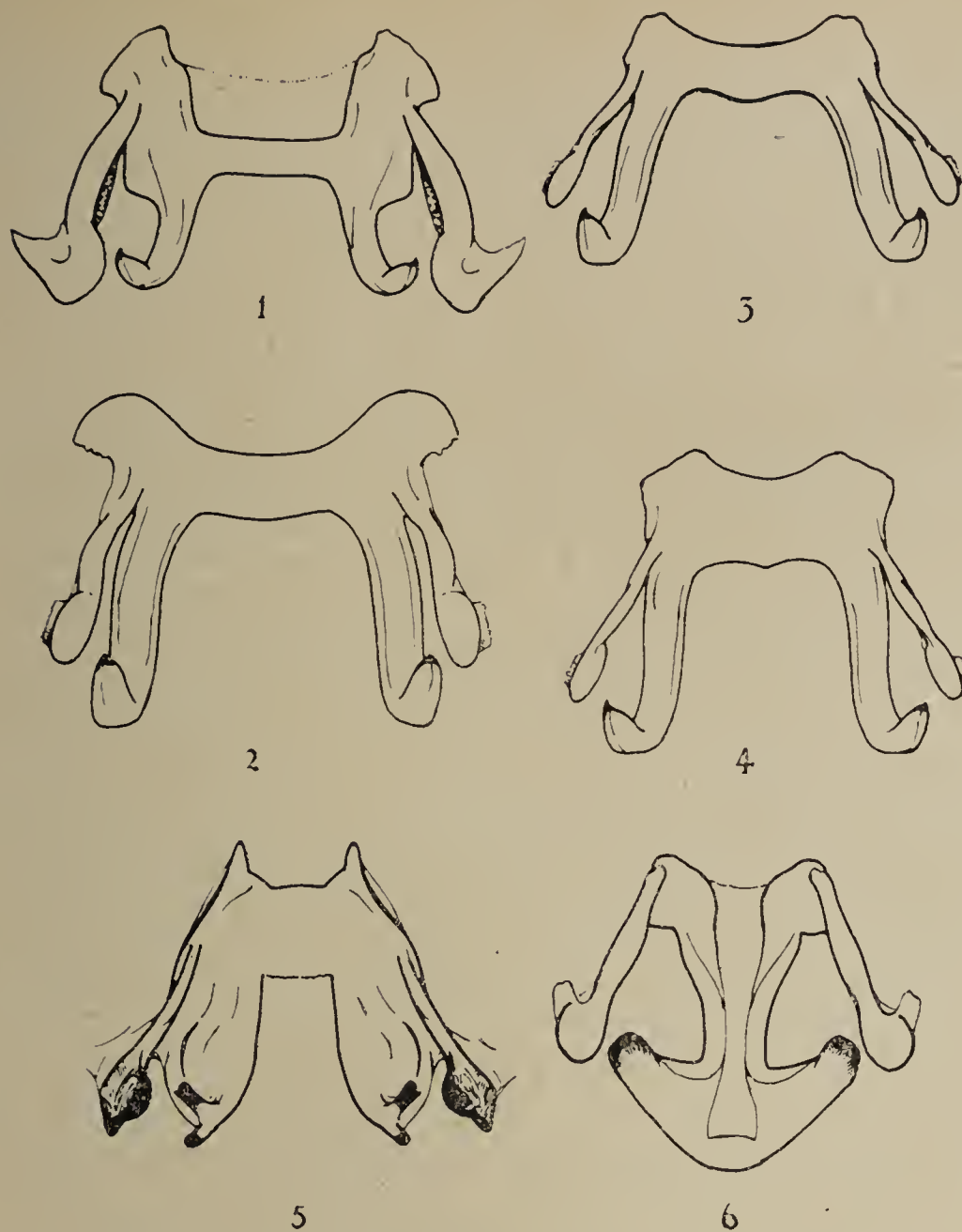
Of the remaining (Old World) genera, *Uhagonia* and *Buyssoniella* are known only by the female types (which cannot be located)¹, but they are presumably allied to *Schulthessia* which has quite an orthodox, though distinctive, epiphallus (Fig. 1). Although superficially similar in external morphology to *Atractomorpha*, they should almost certainly be removed from the Atractomorphini also. The form of the epiphallus may prove to be as in *Schulthessia*. The epiphallus of *Pseudomorphacris* (Fig. 5), which has not previously been described², shares one feature with that of *Atractomorpha*: it is specialized and quite unlike that of any other pyrgomorphid genus so far examined (including both *Atractomorpha* and *Tagasta* Bolívar, in which *P. notata* was formerly placed and which has a normal epiphallus). The fact that these two genera (both Asiatic and similar in their external morphology) have both broken away from the orthodox pyrgomorphid pattern may suggest some affinity between them, and, rather than recognize two monogeneric tribes, it is proposed to retain *Pseudomorphacris* for the present within the *Atractomorphini*.

Atractomorpha is widespread throughout the Old World tropics and subtropics. In the eastern extremity of its range it extends into the temperate zone, northwards as far as Manchuria and southwards as far as the state of Victoria (Australia). Although the genus is of some economic importance in several countries, it has remained in a state of great taxonomic confusion. One species (*A. aurivillii* Bolívar), for example, has been recorded from localities as far apart and as dissimilar as southern Africa and Formosa. Some forty species have been described, or subsequently placed in *Atractomorpha*, but, of these, only nine species appear to be valid. Five subspecies are also provisionally recognized. A map of the recorded distribution of previously recognized "species" presents a very confused picture, but a recent revision of the genus clarifies the situation considerably (Banerjee and Kevan, 1960).

In Africa only two species are now known to occur: the distinctive *A. aberrans* Karsch from the West African zoogeographical region and a subspecies of *A. acutipennis* (Guérin)—viz. *A. a. gerstaeckeri* Bolívar—which is widespread throughout most of the continent south of the Sahara. *A. a. acutipennis* is the only form found in Madagascar and the third subspecies *A. a. brevipennis* Uvarov extends from N. E. Africa to Afghanistan. *A. crenulata* (Fabricius) occurs in its typical form from India, Ceylon, Burma and Siam to N. W. Sumatra, S. E. of which it is replaced by its subspecies *A. c. rhodoptera* Karsch as far east as the Lesser Sunda Is. *A. burri* Bolívar extends from the Himalayas to Malaya and Indo-China. *A. sinensis* Bolívar (syn. *ambigua* Bolívar) occur in S. and C. China and in Taiwan, and has been introduced into the Hawaiian Islands. *A. brevicornis* (Thun-

¹ That of *U. sphenarioides* has now been discovered in the Naturhistorisches Museum, Vienna (Kevan, 1961).

² But see Kevan (1961).



Figs. 1—4. Epiphalli of *Schulthessia*, *Omura*, *Algete* and *Minorissa*.

1. *Schulthessia biplagiata* Bolívar (Madagascar); 2. *Omura congrua* Walker (British Guiana); 3. *Algete brunneri* Bolívar (Pernambuco); 4. *Minorissa pustulata* Walker (Venezuela).

Figs. 5—6. Epiphalli of *Pseudomorphacris* and *Atractomorpha*.

5. *Pseudomorphacris notata* (Brunner von Wattenwyl) (Lower Burma); 6. *Atractomorpha crenulata crenulata* (Fabricius) (South India).

berg) (syn. *bedeli* Bolívar) is found in Japan, the Ryū-Kyū Is., Korea and China, its subspecies *A. b. heteroptera* Bei-Bienko occurring in Manchuria. *A. crenaticeps* (Blanchard) is also found in two subspecies, the typical one from the eastern Lesser Sunda Is. to New Guinea and the second, *A. c. australiana* Bolívar, (*A. c. crenaticeps* of Rehn, 1953 a), in S. E. New Guinea and N. and E. Australia. A second rather more southerly, species from E. Australia is *A. australis* Rehn (recently regarded as a subspecies of *A. crenaticeps* by Rehn, 1953 a). *A. psittacina* (De Haan), one of the most distinctive of all the species of the genus, ranges from Eastern India and Ceylon throughout Malaysia, Indonesia and the Philippines, but is not found in New Guinea.

All *Atractomorphae* are very variable in their morphology, which has led to the erection of many invalid species. There is also considerable parallelism and convergence in this variation, so that many of the species are difficult to distinguish from each other without long series. Banerjee and Kevan (1960) give a key to species and discuss primary synonymy and distribution.

From its distribution, the genus would appear to be an ancient one and probably had its origins in tropical East Asia¹. There may have been two, and possibly three, dispersal phases. The first represented by the stouter forms now found at the extremes of the

¹ This would also be consistent with the idea that *Pseudomorphacris* is related.

range—*A. aberrans* in W. Africa and *A. australis* in S. E. Australia (*A. burri* being a central representative of this group); the second, giving rise to the majority of the species, spreading to India and tropical Africa on the one hand (*A. acutipennis* reaching Madagascar and extending northwards to N. E. Africa, Arabia and beyond), and to China and Japan in the north-east and New Guinea and Australia in the south-east on the other. *A. psittacina* is the most specialized species and possibly represents a third dispersal phase.

REFERENCES

- BANERJEE, S. K., and KEVAN, D. K. McE. (1960): A preliminary revision of the genus *Atractomorpha* Saussure, 1862 (Orthoptera: Acridoidea: Pyrgomorphidae). *Treubia* 25: 165—189. — BOLÍVAR [y URRUTIA], I. (1884): Monografía de los Pirgomórfinos [I.]. *An. Soc. esp. Hist. nat.* 13: 1—73. — BOLÍVAR [y URRUTIA], I. (1905): Notas sobre los Pirgomórfidos (Pyrgomorphidae). X. Subfam. Atractomorphinae. *Bol. Soc. esp. Hist. nat.* 5: 196—217. — BOLÍVAR [y URRUTIA], I. (1909): Orthoptera. Fam. Acridiidae. Subfam. Pyrgomorphinae. *Gen. Ins.* 90: 1—58 + 1 pl. — CARL, J. (1916): Acridides nouveaux ou peu connus du Muséum de Genève. *Rev. suisse Zool.* 24: 461—518. — DIRSH, V. M. (1956): The phallic complex in Acridoidea (Orthoptera) in relation to taxonomy. *Trans. R. ent. Soc. Lond.* 108: 223—356. — KEVAN, D. K. McE. (1960): On the identity of *Minorissa alata* Thomas, 1874, and *Atractomorpha congensis* Saussure, 1893 [nomen nudum] (Orthoptera: Pyrgomorphidae). *Bull. Brooklyn ent. Soc.* 55: 36—41. — KEVAN, D. K. McE. (1961): Taxonomy and distribution of Atractomorphini and Omurini, trib. nov. (Orthoptera: Acridoidea: Pyrgomorphidae). *Ent. mon. Mag.* 96 (1960): 204—207. — REHN, J. A. G. (1953 a): Family Acrididae (Subfamily Pyrgomorphinae). *The grasshoppers and Locusts (Acridoidea) of Australia*. Melbourne, 2: 270 pp., 32 pl. — REHN, J. A. G. (1953 b): Records and descriptions of Pyrgomorphinae (Orthoptera: Acrididae), with critical notes on certain genera. *Trans. Amer. ent. Soc.* 79: 99—150, pl. I—V.

TWO NEW SPECIES OF THE GENUS *ANCHOCOEMA* (Proscopiidae) FROM ARGENTINE

S. de TOLEDO PIZA Jr.

Escola Superior de Agricultura «Luiz de Queiroz», Universidade de S. Paulo — Piracicaba

Anchocoema argentina sp. n.

Caput conicum, versus apicem modice angustatum, irregulariter obtuse granulatum, fastigio superne subparallelo subdeplanatoque, indistincte granulato, lateraliter in medio obtuse carinato, segmento primo antennarum diametro oculorum haud longiore. Pronotum robustum, post implatationem pedum quam ante crassius, superne in medio carinata obtusa alteris indistinctis utrinque praeditum, ad latera tuberculis conicis, obtusis, seriatim ordinatis, margine antico tuberculis duobus magnis, inter se remotis, divergentibus, margine postico tuberculis sat minoribus. Femora antica et intermedia apice incrassata et humilliter cristata, cristis dorsalibus plus minusve interruptis. Femora postica ad basim paulo incrassata, superne carinata, apice acute bispinosa. Tibiae superne spinis 14—15 externis, 9—12 internis, inferne inermes. Abdomen superne 7-carinatum, carinis lateralibus plus minusve excurvis. Ovipositor brevis, valvis dorsalibus superne granulatis et apicem extus dentantis, postice excavatis et irregulariter punctulatis, valvis ventralibus ac extremitatem praeter dentem apicalem dentibus parvulis duobus instructis. Lamina supra analis triangularis, irregulariter puncturata, in medio elevata, fovea lata praedita.

Colore badia, partim nigro picta, spinis apice nigris, abdomine inferne nitido, partim rufescenti.

Longitudo corporis 80 mm, capitis (fastigio excluso) 8,0 mm, fastigii ? mm, pronoti 17,0 mm, femorum posticorum 29,0 mm, tibiaarum posticarum 28,5 mm.

Patria — Rio Negro, R. Argentina.

Typus — One female numbered 43089 belonging to the Museo Bernardino Rivadavia, Buenos Ayres, now in the author's collection.

Approaches *Anchocoema perplexa* Mel.-Leit. from which may be distinguished by the dimensions, by the row of tubercles on the sides of pronotum, and by the crests on the end of the anterior and median tibiae.

Anchocoema nigroornata sp. n.

Caput gracile, elongato-conicum, irregulariter tuberculatum et minutissime granulatum, in medio carinatum, carina basin fastigii attingente. Fastigium parallelum, apice obtusum, superne in medio elevatum, lateraliter carinatum, minutissime granulatum, parte capitis reliqua vix brevius. Antennae extremitatem fastigii haud attingentes. Pronotum subcylindricum, postice quam antice crassius, superne tricarinatum, carina mediana regulari, postice granulis irregularibus nonnullis nigro-nitidis praedita, carinis lateralibus sinuosis, ad areas laterales rugosum, margine antico tuberculis duobus magnis, remotis, divergentibus, partim nigro-nitidis, ornato, margine postico tuberculis sat minoribus, remotioribus, praedito. Mesonotum, metanotum ac segmentum medianum 5-carinata, macula magna, irregulariter granulata, nigra, superne prope basin ornata, inter carinas laterales nigra. Segmenta abdominalia dorsalia 5-carinata, minutissime nigro granulata, postice prope marginem macula permagna granulata nigra ornata, utrinque plus minusve distincte nigro vittata. Ovipositor irregulariter puncturato-granulatus, margine postico valvarum dorsalium dentato, parte posteriore modice excavata, nigro puncturata. Lamina supra-analis triangularis, in medio elevata et longitudinaliter excavata, omnino nigro puncturata, puncturis partim confluentibus. Cerci breves, obtusi, nigro punctati. Femora postica basin versus modice incrassata, superne 3-carinata. Tibiae posticae extus spinis 11—12, intus 9—11 superne armatae, inferne inermes.

Castanea. Caput inferne areis duabus nigris irregulariter granulosus utrinque longitudinaliter ornatum. Prosternum fortiter punctatum granulatumque, in medio longitudinaliter profunde sulcatum. Mesosternum et metasternum minute granulata. Segmenta abdominalia ventralia partim nigro striolata. Femora antica et intermedia nigro maculata.

Corpus 58,5 mm, Caput 11,5 mm, Fastigium 5,2 mm, Pronotum 9,0 mm, Femora postica 20,0 mm, Tibiae posticae 20,5 mm.

Patria: La Rioja, Iliar, R. Argentina. Collector: Gomez, 20—11—1934.

Typus: One female of the Museo Bernardino Rivadavia collection, now in the author's laboratory.

Differs from all known species of the genus by the maculation of the body.

QUELQUES ORTHOPTEROIDES DU MALI
ET LEURS SPOROZOAIRES

Professeur Ch. BOISSON

De l'Université de Dakar

Une récente note (1960) de R. Roy a souligné l'« Importance écologique des Orthoptères dans l'Ouest africain » et donné une bibliographie sommaire de ce qui a été publié sur les « Orthoptéroïdes » de cette région du monde. R. Roy a aussi entrepris l'inventaire des Orthoptéroïdes de l'Ouest africain.

Nous avons cru utile d'observer, en collaboration avec lui et toutes les fois que la chose était possible, l'infection grégarinienne des Insectes.

Nous exposerons simplement les points suivants:

- 1° Liste des Echantillons observés et résultats obtenus,
- 2° Types de Grégarines trouvées chez les Insectes infectés,
- 3° Questions qui peuvent se poser au sujet de l'appellation à donner à ces Grégarines plus ou moins caractéristiques des espèces d'Orthoptères.

Liste des Insectes Observés

Cette liste est brève. Elle porte sur 29 « Orthoptéroïdes ». On estime à 1000 environ les espèces existantes au MALI.

Ordre	Famille	Genre et espèce	Nombre d'Echantillons	Résultats
DICTYOPTERES	Panchloridae	<i>Pycnoscelus surinamensis</i> (L.) <i>Gyna aestuans</i> SAUSS.	1 adulte 1 larve	+ —
	Mantidae	<i>Mantis religiosa</i> L. <i>Pyrgomantis</i> sp.	3 adultes 1 adulte	— —
ORTHOPTERES S. O.-Ensifères	Conocephalidae	<i>Conocephalus maculatus</i> LE GUILL.	2 femelles	—
	Gryllidae	<i>Gryllus bimaculatus</i> F. <i>Acheta hispanica</i> RAMBUR.	1 mâle 1 femelle	+ —
S. O.-Caelifères	Gryllotalpidae	<i>Gryllotalpa africana</i> P. DE BEAUV.	1 adulte	—
	Pyrgomorphidae	<i>Chrotogonus senegalensis</i> KRAUSS	1 femelle	—
		<i>Zonocerus variegatus</i> L.	2 femelles	2 +
		<i>Pyrgomorpha Kraussi</i> UV.	6 adultes	2 +
Catantopidae		<i>Sudanacris pallida</i> BURM.	1 mâle	—
		<i>Hieroglyphus daganensis</i> KRAUSS	1 femelle	+
		<i>Catantops axillaris</i> THUN- BERG	4 échantillons	2 +
		<i>Catantops styliifer</i> KRAUSS	1 femelle	—
		<i>Schistocerca gregaria</i> (FORSK.)	5 adultes	2 +
		<i>Anacridium melanorhodon</i> (WALKER)	4 adultes	2 + et +

Ordre	Famille	Genre et espèce	Nombre d'Echantillons	Résultats
ORTHOPTERES S. O.-Caelifères	Catantopidae	<i>Acanthacris ruficornis citrina</i> (SERV.)	2 mâies	2 +
		<i>Kraussaria angulifera</i> (KRAUSS)	1 mâle	—
		<i>Cataloïpus cymbiferus</i> (KRAUSS)	1 femelle	+
		<i>Tylotropidius gracilipes</i> BRANCSIK	5 échantillons	3 + et +
		<i>Tylotropidius speciosus</i> (WALKER)	1 femelle	+
		<i>Caloptenopsis glaucopsis sudanensis</i> UV.	6 échantillons	3 +
		<i>Acorypha picta</i> KRAUSS	3 échantillons	—
	Acrididae	<i>Aiolopus savignyi</i> KRAUSS	3 femelles	2 +
		<i>Morphacris fasciata</i> (THUNBERG)	1 mâle	—
		<i>Coryphosima producta</i> (WALKER)	2 mâles	+
		<i>Mesopsis laticornis</i> (KRAUSS)	1 m♀le	—
		<i>Acridida turríta</i> L.	4 échantillons	1 +

Le signe (+ et +) marque la présence de deux espèces de grégarines sur le même hôte.

En résumé

29 espèces d'Orthoptéroïdes ont été observées; 16 étaient porteuses de Grégarines et deux de ces 16 espèces abritaient à la fois deux Grégarines différentes. Au total nous avons donc 18 Grégarines.

Remarque

Il est important de remarquer que tous les sujets de la même espèce ne sont pas infectés, la proportion est de 2 sur 5, 2 sur 6, etc. ... Il faut en conclure que si l'on n'examine qu'un petit nombre d'individus d'une espèce on ne peut se prononcer sur l'infection de l'espèce.

A la lumière des quelques observations que nous avons faites nous pouvons présumer que presque toutes les espèces d'Orthoptéroïdes sont porteuses de Grégarines à l'exception, peut être, des Mantidae plus rarement infectés.

Nous pouvons aussi prévoir que le nombre des espèces de Grégarines est probablement comparable à celui des espèce d'Orthoptères: sur les dix-sept types de Grégarines que nous avons observés, deux ou trois seulement présentent quelques rapports de similitude, le plus grand nombre accuse des différences telles que la différenciation spécifique s'impose.

Types de Gregarines Observées

Les Grégarines que nous avons observées, appartiennent au groupe des Eugrégarines; nous avons cherché la famille de chacune d'elles et essayé de préciser le genre.

Il est bien connu que les Grégarines des Orthoptères, jusqu'ici étudiées par les Auteurs sont, en général, de la famille des *Grégarinidae* de Labbe ou *Clepsidrinidae* de Leger et que dans cette famille elles se rangent principalement dans le genre *Grégarina* de Dufour.

Tout en admettant, provisoirement, n'avoir à faire qu'à des *Grégarinidae*, principale-ment du genre *Grégarina* chez les Orthoptères, nous n'excluons pas la possibilité de

trouver des genres nouveaux et même des familles nouvelles parmi les Sporozoaires de ces Insectes.

Les dix-sept types de Grégarines observées ne semblent pas pouvoir se ramener à moins de 15 ou 16 espèces, même en admettant un polymorphisme très large des espèces.

Les images de ces Grégarines (photographiées ou dessinées) une fois ramenées à la même échelle accusent des différences de formes, de taille, de musculature, de noyau, d'épicyte, de kyste, qui, manifestement les séparent.

Nous avons cru reconnaître:

- douze *Grégarinidae* dont onze du genre *Grégarina* et une d'un genre à préciser.
- une *Cnemidosporidiae* du genre *Cnemidospora*,
- une *Diplocystidae* du genre *Diplocystis*,
- deux *Actinocephalidae* du genre *Actinocephalis*,
- une *Stylocephalidae* de genre à préciser.

Nous n'avons pas essayé de nommer les espèces pour des raisons diverses et nous nous contentons de les qualifier par l'hôte qui les porte. Exemples:

- 1^o *Grégarinidae*, *Grégarina*; parasita in *Pycnoscelus surinamensis* (*Panchloridae*),
- 2^o *Diplocystidae*, *Diplocystis*; parasita in *Hieroglyphus daganensis* (*Orthoptera*).

Ceci nous amène au troisième paragraphe de notre lecture.

Questions qui peuvent se poser au sujet de l'appellation de ces Grégarines

L'étude sommaire que nous venons de faire montre avec force, ce que l'on savait déjà, que beaucoup d'Arthropodes sont porteurs de Grégarines.

Elle montre aussi que l'inventaire systématique des Grégarines d'un groupe d'Arthropodes, celui des Orthoptéroïdes dans le cas présent, donnera lieu à la création d'un grand nombre d'espèces nouvelles et peut-être de genres nouveaux. Il faudra nommer cette légion d'êtres nouvellement connus. Comme il y a liaison certaine entre l'Arthropode et sa Grégarine, d'où résulte une spécificité assez remarquable, n'y aurait-il pas lieu d'envisager certaines règles dans la nomenclature des uns et des autres?

PHASMIDEN ALS INSEKTARIUM-TIERE

R. EBNER, Wien

Die Phasmiden sind fast ausschließlich in den Tropen und Subtropen beheimatet und reichen mit ihren letzten Ausläufern bis Südeuropa. Einige Arten werden vielfach als Insektariumtiere gehalten und zu mannigfaltigen Versuchen und Experimenten allgemein biologischer Natur herangezogen. Hier sollen nur die bei uns am häufigsten gezüchteten Arten *Carausius morosus* aus Indien, *Bacillus rossii* aus dem Mediterrangebiet und *Diapheromera femorata* aus Nordamerika kurz besprochen werden. Außerdem werden gelegentlich auch noch Arten aus den Gattungen *Menexenus*, *Prisomera*, *Cyphocrania*, *Eurycnema*, *Orxines*, *Phyllium*, *Podacanthus* und anderen gezogen. Weitaus der größten Beliebtheit erfreut sich der am leichtesten zu züchtende und ziemlich anspruchslose *Carau-*

sius morosus. Viele Zoologen, Institute und Museen haben seit Jahren solche Zuchtversuche durchgeführt. Ich nenne hier nur ganz wenige Namen: Foucher (*Carausius*, *Cyphocrania*, *Phyllium*), Cappe de Baillon (namentlich *Carausius*), Günther (*Orxines*), Key (*Podacanthus*) usw.

Die Stabheuschrecken sind mittelgroße bis sehr große pflanzenfressende Insekten von meist stabförmiger oder seltener blattähnlicher Gestalt. Elytren fast immer, häufig auch die Hinterflügel abgekürzt, mitunter — wie bei den drei hier besonders behandelten Arten — ganz fehlend. Schreitbeine mit fünf Tarsengliedern; Vorderschenkel an der Basis meist bogenförmig gekrümmt, so daß sie in der Ruhe den Kopf umschließen. Subgenitalplatte beim ♀ stark vergrößert und kahnförmig. Da die abgelegten Eier hier kurze Zeit zurückbehalten werden, hat die Subgenitalplatte auch den Namen Eilöffel oder Operculum erhalten.

Manche Phasmiden sind imstande, ihre Farbe von grün auf braun oder umgekehrt zu ändern. Namentlich *Carausius* wurde diesbzüglich genauer untersucht, wobei sich ergeben hat, daß diese Art eines morphologischen und eines physiologischen Farbenwechsels fähig ist. Ersterer geht ziemlich langsam vor sich, dabei findet eine Zerstörung oder Neubildung von Farbstoffen statt; er ist von äußeren Faktoren (Licht, Feuchtigkeit, Temperatur, Nahrung) abhängig. Die zweite Art des Farbwechsels ist durch raschen Ablauf und eine gewisse Periodizität charakterisiert, dabei kommt es zu einer Verlagerung von Pigmenten; Beeinflussung ebenfalls durch äußere Faktoren.

Die meist unscheinbare Färbung und die Fähigkeit des Farbwechsels, vor allem aber die eigenartige Körperform werden gewöhnlich als Schutzanpassungen betrachtet. Sie wirken auf den Menschen sicherlich in diesem Sinn; allerdings wissen wir nicht, ob das auch für ihre natürlichen Feinde gilt.

Starke Reize, die auf das Zentralnervensystem einwirken, lösen bei Phasmiden regelmäßig einen Starrezustand aus, der als Katalepsie bezeichnet wird und mit der sogenannten tierischen Hypnose identisch ist.

Obwohl bei Phasmiden die zweigeschlechtliche Fortpflanzung die Regel ist, kommt bei manchen Arten ganz regelmäßig Parthenogenese vor. Die ♂♂ sind dann überaus selten und eine eventuelle Kopula bleibt ohne Einfluß; es ist anzunehmen, daß bei der Begattung keine Befruchtung der Eier erfolgen muß, so daß diese sich dann wie gewöhnlich unbefruchtet entwickeln. Die Eier sind bei den einzelnen Arten außerordentlich verschieden und haben oft eine auffallende Ähnlichkeit mit Pflanzensamen. Eine Besonderheit ist der Eideckel, der bisweilen einen knopfartigen Aufsatz trägt. Die Eier werden vor der Ablage einige Zeit vom ♀ herumgetragen und dann einzeln nach und nach fallen gelassen. Die Anzahl der von einem ♀ abgelegten Eier ist ziemlich groß. Die auskriechenden Larven zerren meist an einem Hinterbein das leere Ei noch eine Weile hinter sich her. Im Laufe der weiteren Entwicklung machen die Tiere bis zur Erreichung des Imaginalstadiums sechs Häutungen durch; sie gleichen den Imagines namentlich bei ungeflügelten Arten derartig, daß sie sich nur durch geringere Größe, kleinere Anzahl der Fühlerglieder und minder entwickelte Geschlechtsorgane unterscheiden lassen. Eine verhältnismäßig häufige Erscheinung sind verschiedenartige Mißbildungen, die in allen Stadien auftreten können. Während des Larvenlebens verloren gegangene Beine werden in der Regel ersetzt, bleiben aber kleiner und haben dann stets nur vier Tarsenglieder.

Die Gattungen der drei — wie eingangs erwähnt — am häufigsten gezogenen Arten sind langgestreckt, stabförmig und vollkommen flügellos. Sie lassen sich wie folgt leicht unterscheiden.

- 1 (2) Antennen viel kürzer als die Vorderbeine. Tibien der Mittel- und Hinterbeine unten an der Spitze mit einem kleinen dreieckigen, schrägen Feld. Mittel- und Hinterschenkel unten vor der Spitze jederseits meist mit wenigen kleinen Dörnchen. *Bacillus*

- 2 (1) Antennen länger als die Vorderbeine oder wenigstens fast gleichlang mit diesen. Tibien der Mittel- und Hinterbeine unten an der Spitze ohne dreieckigem Feldchen.
- 3 (4) Mittel- und Hinterschenkel unten jederseits mit mehreren sehr kleinen Dörnchen oder unbedornt. Analsegment des ♂ gekielt, mehr oder weniger zweilappig; Cerci sehr kurz. Operculum meist zusammengedrückt und kahnförmig. *Carausius*
- 4 (3) Mittel- und Hinterschenkel unten vor der Spitze mit einem deutlichen und besonders beim ♂ ziemlich großen Dorn. Analsegment des ♂ gewölbt, abgestutzt; Cerci ziemlich lang und gebogen. Operculum kaum gewölbt, lanzettlich. *Diapheromera*

Gatt. *Bacillus* Latreille 1825

B. rossii Fabricius 1793. Grün, seltener etwas dunkler. Antennen beim ♂ doppelt so lang wie Kopf und Pronotum, beim ♀ so lang wie Kopf und Pronotum zusammen. Thorax mit feiner Mittelleiste. Vorderschenkel beim ♂ unbedornt, beim ♀ außen mit wenigen schwarzen Zähnen. ♂ sehr selten. — Körperlänge ♂ 58—62, ♀ 70—105 mm. Futterpflanzen: *Rosa*, *Rubus*, *Crataegus* usw. — Eier fast kugelig, etwas rauh, braunschwarz.

Gatt. *Carausius* Stål 1875

C. morosus Brunner v. W. 1907. Grün bis schwärzlich. ♂ glatt, ♀ gekörnt. ♂ sehr selten. — Körperlänge ♂ 55—60, ♀ 63—83 mm. — Die Art wurde namentlich früher mit dem nicht zutreffenden Gattungsnamen *Dixippus* Stål 1875 bezeichnet. Futterpflanzen: *Zebrina* (*Tradescantia*), *Hedera*, *Rubus*, *Rosa* usw. Die Art ist ziemlich polyphag und leicht zu züchten. — Eier fast kugelig, hellbraun, mit einem hellen knopfartigen Aufsatz auf dem Deckel.

Die überaus große Seltenheit der ♂♂ hängt vielleicht mit einer größeren Mortalität solcher Larven zusammen; im Jahr 1951 gelang mir die Aufzucht von drei ♂♂.

Gatt. *Diapheromera* Gray 1835

D. femorata Say 1828. Grau, braun oder grünlichbraun. Schenkel der Mittelbeine beim ♂ verdickt. Beide Geschlechter in ungefähr gleicher Anzahl. — Körperlänge ♂ 54—84, ♀ 70—101 mm. Futterpflanzen: *Quercus*, *Prunus* (*avium*) usw. — Eier oval, glatt, dunkelbraun mit einem breiten weißlichen Längsstreifen.

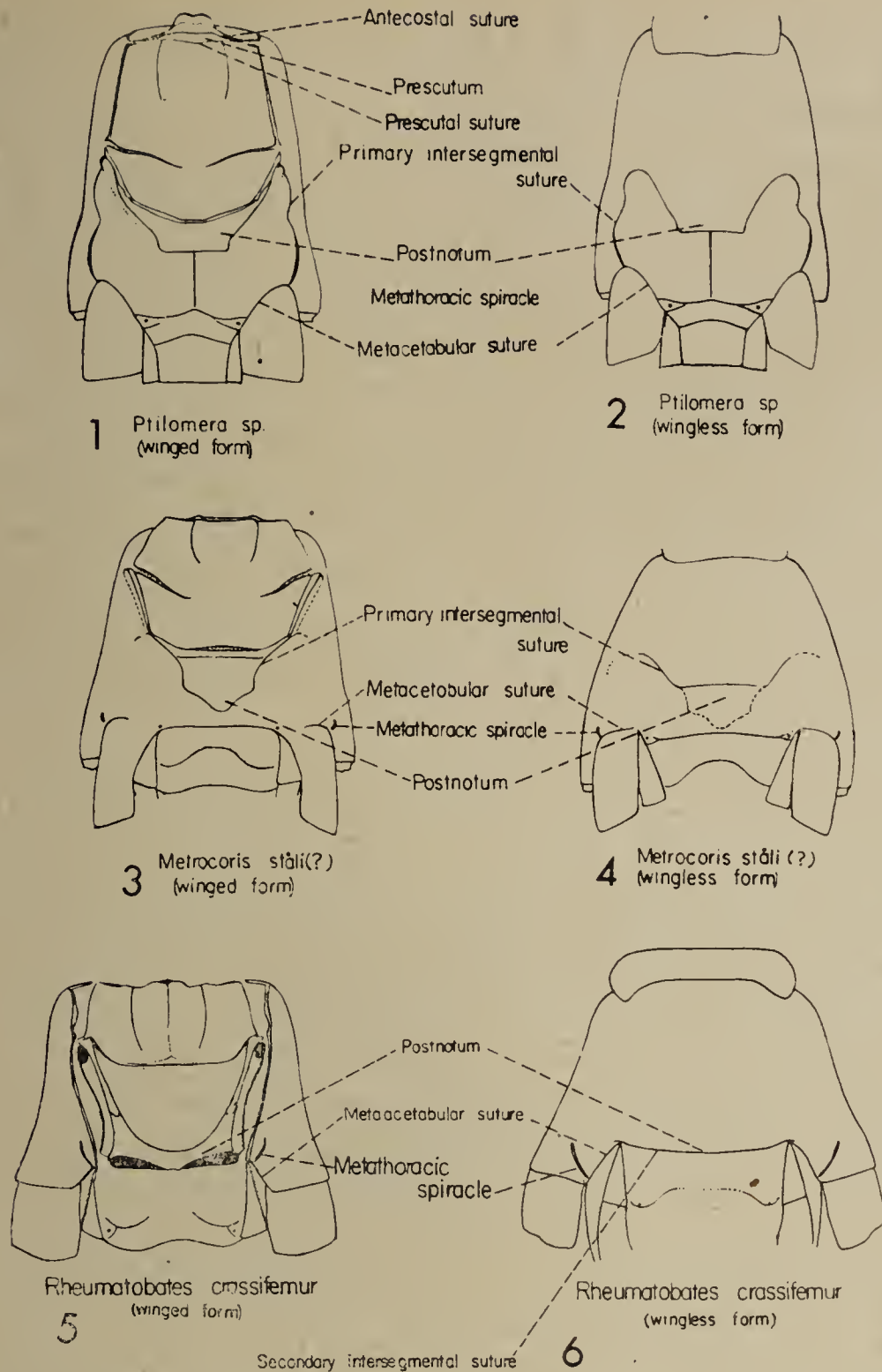
SOME TAXONOMIC PROBLEMS IN HEMIPTERA-HETEROPTERA¹

RYUICHI MATSUDA

University of Kansas

The problems concern some taxonomic characters which the author has recently explored. The author (1955) suggested that each particular pattern of fusion and modification of the basal abdominal tergites in *Hemiptera-Heteroptera* occurs at the levels of certain taxonomic units (subgenus, genus, tribe, subfamily). The author (1956) found that different patterns of modification of the second and third abdominal tergites in winged forms are

¹ Contribution No. 1091 from the Department of Entomology, University of Kansas. This paper was prepared by the aid of a grant from the National Science Foundation.



correlated with a few other fundamental characters, such as the wing venation, etc. in *Rhagovelia* (Veliidae), and on this basis he divided the genus into two subgenera. The author (1957, 1960¹) also found that the definitive intersegmental suture between the mesonotum and metanotum in wingless forms of the *Gerridae* is produced by different combinations of sutures in winged forms in different groups of the *Gerridae*, and the difference in combination of the sutures is correlated with some other characters. Based on this study he has proposed a new scheme of classification of the *Gerridae* (1960). The combinations of the sutures are:

1. The intersegmental suture is represented by the primary intersegmental suture between the mesonotum and metanotum (figs. 1, 2) *Gerrinae*, *Ptilomerinae*.
2. The definitive intersegmental suture is represented by the combination of the genuine intersegmental suture laterally and the posterior margin of the scutoscuteum of the mesothorax dorsally (figs. 3, 4) *Halobatinae*.
3. The definitive intersegmental suture is represented by the metacetabular suture (a suture going from the metacebular region dorsally behind the metathoracic spiracle) laterally (figs. 5, 6) *Rhagadotarsinae*, *Trepobatinae*.

Since the combination of the sutures, as well as some other fundamental characters in *Hermatobatinae* are so different from those in the other groups of the *Gerridae*, that this subfamily is excluded from the *Gerridae*.

The above studies appear to indicate that it is important to study, from the viewpoint of taxonomy of *Heteroptera*, the thoracic sutures and the basal abdominal tergites which are concealed beneath the wing. It seems to be highly advisable to spread the wing when specimens are mounted in order to enable observation of the structures beneath the wing.

Another problem that appears to be worthwhile investigating from the viewpoint of taxonomy is the postembryonic growth patterns of leg and antennal segments in relation to the body length. To calculate the growth ratio and the initial growth index the exponential formula $Y = bX^k$ is used. In this formula, Y is any part of the body (here segmental lengths) which grows in relation to the standard organ X (here the body length); b is the theoretical value of b when X equals unity, and called the initial growth index; k is a certain constant ratio that Y grows in relation to X during development, and it is called the growth ratio. During the course of a study of this problem in the *Gerridae* (1960) the following tendencies became increasingly apparent, so that they were put forward as hypotheses (in press²):

1. When the growth ratio or the initial growth index for a segment varies among a group of related species, the ratio or index for other segments varies in a parallel fashion.
2. The growth pattern (growth ratio or initial growth index or both) of segments with higher growth ratios are more similar among a group of related species than are those of the other leg and antennal segments with lower growth ratios.
3. As is known, when the growth ratio increases the initial growth index decreases, and vice versa.
4. The species-form allomorphosis (allometry between members of different species of the same genus), while sometimes formed by similar growth patterns common to all comparable species, is often formed by growth patterns that are quite different at the specific level.
5. When conspicuous modifications occur on a segment or segments, the growth patterns of the segments vary considerably at the specific level.
6. When the growth patterns of the leg and antennal segments differ conspicuously among species, other characters often differ. As a result the growth patterns often are characteristics of subgenera, genera or other higher categories.

The above hypotheses have been proven to a large extent in four different genera of the *Gerridae* (1961, in press^{1, 2, 3}).

In evaluating higher taxonomic categories on the basis of growth pattern the following factors appear to deserve consideration:

1. It is *a priori* expected that all congeneric species would have more or less similar growth patterns for segments, and the points for any segment are expected to fall on or close to the growth lines for the corresponding segments in the representative species of the same genus.
2. There is a tendency for certain segments, e. g., the hind tibia in *Gerridae* to form a nearly straight secondary allomorphic lines¹ due apparently to differences in growth patterns for these segments at the specific level. In such cases the points for segments are expected to fall on the same allomorphic line (or slope).

¹ The slope represented by a regression line for the points representing adults of different species, or by an overall slope connecting the points of the largest and smallest species when the segments (Y) in only a few species are plotted. The allomorphic slope is of no practical use when the body length (X) of the species are not much different.

Any striking deviation of points from 1 or 2 can be considered to be indicative of probable phylogenetic difference and hence of probable subgeneric or generic rank.

3. The initial growth index is apparently a more variable character than the growth ratio. It possibly differs greatly between sexes in some cases, while the growth ratios remain much the same between sexes or species. The initial growth index is, therefore, generally more important character at the specific level than at the levels of higher taxonomic units, when it varies independently of the growth ratio. (There are cases, however, that the initial growth index provides a subgeneric or generic character.)

4. When the growth ratio varies, it is usually accompanied by alteration of the initial growth index. Since the growth ratio is apparently a more stable character than the initial growth index, the difference in growth ratio, especially of the segments with higher growth ratios, tends to indicate the difference in phylogenetic line, thus tends to be the difference of subgeneric or generic rank.

5. The location of the growth centre (the segment with the highest growth ratio) is different in different groups. It is apparently of taxonomic importance at the higher levels of taxonomic categories.

LITERATURE CITED

- MATSUDA, R. (1955): The morphological and taxonomic significance of the basal abdominal segments in Hemiptera-Heteroptera, *Pan-Pacific Ent.*, 31 (2): 73—74. — MATSUDA, R. (1956): A supplementary taxonomic study of the genus *Rhagovelia* (Hemiptera, Veliidae) of the Western Hemisphere, *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 38 (1): 916—1017. — MATSUDA, R. (1957): Morphology of the thoracic sutures and their taxonomic significance in the Gerridae (Hemiptera-Heteroptera), *Jour. Kansas Ent. Soc.*, 30 (2): 66—70. — MATSUDA, R. (1960): Morphology, Evolution, and a Classification of the Gerridae, *Univ. Kansas Sci. Bull.* 41 (2): 25—632. — MATSUDA, R. Studies of relative growth in Gerridae (1), *Ann. Ent. Soc. Amer.* (in press¹). — MATSUDA, R. Studies of relative growth in Gerridae (2), *Ann. Ent. Soc. Amer.* (in press²). — MATSUDA, R. Studies of relative growth in Gerridae (3), *Ann. Ent. Soc. Amer.* (in press³). — MATSUDA, R. Studies of relative growth in Gerridae (4), *Jour. Kansas Ent. Soc.* 34 (1): 5—17.

THE DIAGNOSTIC VALUE OF TRICHOBOTHRIA IN PENTATOMID TAXONOMY

HERBERT RUCKES, Sr.¹

The diagnostic value of trichobothria in hemipteran taxonomy has been known for some time. Earlier workers separated major groups, such as superfamilies for the most part, on the basis of the number, position, and arrangement of trichobothria on the abdominal sternites. It is the purpose of the present paper to present evidence that the positional arrangement of trichobothria may have some value in separating lesser taxons, such as families, subfamilies, and tribes from one another. If this is so then another tool has been added to those already in use for the systematic diagnosis of these categories. For the purpose of this study the superfamily Pentatomoidea has been selected. As many examples from the world's fauna have been used in observation as time, during the past few months, has permitted, and the following report is being made with the understanding that a great deal more research in this field will have to be carried on before final judgement as to the validity of the results can be established. This report is merely a preliminary one.

¹ Research Associate, the Department of Insects and Spiders, the American Museum of Natural History, and Professor Emeritus, the City College of New York.

Trichobothria are minute hairs (sensory?) usually found in pairs or clusters on the undersides of the hemipteran body. In the *Pentatomoidea* they normally occur in pairs on the lateral portions of the abdominal sternites, excluding the first and last. They are to be found near the spiracles and always posterior to a structure called a pseudosuture. A number of cases have been observed in which only a single trichobothrium exists near each lateral abdominal segmental margin rather than a pair. This condition can be accounted for by the deterioration of one of the pair as can be seen if a proper sequence of species in the subfamily *Podopinae* (Fam. *Pentatomidae*) is used. In most instances the normal pair of trichobothria consist of hairs of two different sizes, an ectal smaller and an ental large one. In the *Podopinae* the gradual reduction in size of the smaller (ectal) trichobothrium can be observed until the final stage of its complete elimination is reached, thus leaving only the larger ental one behind. In *Lestonia* (Fam. *Lestoniidae*) only a single trichobothrium occurs, this one directly behind the adjacent spiracle; in *Tabiticoris*, a single one is found which is entad of the spiracle.

More important, however, than the number of trichobothria per segment is their positional arrangement, 1. in relationship to one another, and 2. in relationship to their adjacent spiracles. McAtee and Malloch, in their paper on the synopsis of the subfamilies *Megardinae* and *Canopinae*, recognized this fact of positional difference and used it as a diagnostic key character to separate the two subfamilies from one another.

First let us consider the positional relationship of the trichobothria to one another, taken as a pair. Two basic patterns exist with a third somewhat intermediate between the two. The first pattern is that in which the trichobothria are arranged longitudinally one behind the other in a pair. The second pattern is that in which the two are placed side by side to one another transversely, as a pair. The third category consists of those cases where the trichobothria are placed somewhat obliquely to one another. Variations occur in this last category as will be cited later.

Now let us consider the positional relationship between the trichobothria and the adjacent spiracle. To repeat, the trichobothria lie posterior to the pseudosuture, which in turn lies posterior to the spiracle; hence the trichobothria normally lie posterior to the spiracle. Since the spiracles are to play an important role in this small study let us establish a premise upon which the observations are made. As we all know the spiracles lie longitudinally one behind the other near the lateral margin of each abdominal segment; now, in order to make the following observations meaningful, let us join the spiracles to one another by an imaginary line, somewhat curved to be sure, but nevertheless continuous, and let us call that line the "spiracular line". Assuming this premise then three patterns occur. In the first case the pairs of trichobothria lie ectad to the spiracular line; in the second pattern they lie directly behind the spiracles, i. e. they are coincident with or are bisected by the spiracular line; in the third instance they lie entad of the spiracular line.

The most interesting phase of the research led to the study of the possible combinations of the various positional differences mentioned in the previous two paragraphs and the applications of these combinations to the different families, subfamilies, and tribes, and even to generic complexes. The following combinations are represented by numerous species in the various families, subfamilies, or tribes mentioned as follows:

1. Trichobothria longitudinal and ectal of the spiracular line: most *Plataspidae*, *Canopidae*, *Phloedidae*, and some *Podopinae* (fam. *Pentatomidae*) such as *Scotinophora* and *Podops*.
2. Trichobothria longitudinal and in or coincident with the spiracular line: some *Plataspidae* (*Probaenops*), *Cydnidae* (*Thyrecorinae* only).
3. Trichobothria longitudinal and entad of the spiracular line: thus far I have not been able to find an authentic case of this combination.

4. Trichobothria oblique and totally ectad of the spiracular line: some *Sciorini* (Fam. *Pentatomidae*).

5. Trichobothria oblique, one ectad of, or in the spiracular line, the other entad, the two, in conjunction with the spiracle, forming a triangular figure, the ectal trichobothrium always being the more posterior. This pattern is best illustrated in the *Cydnidae* (*Cydninae*). In highly specialized species like *Cyrtomenus*, the ental trichobothrium lies so far forward that it is even anterior to the spiracle on the second abdominal segment and the pseudosuture of this sternite is markedly distorted and twisted. The oblique arrangement of the trichobothria may be found occasionally in some other tribes of the *Pentatomidea* but these are of a questionable nature and are not at all as clearly defined as in the *Cydninae*.

6. Trichobothria arranged transversely and totally ectad of the spiracular line: all *Discocephalinae* (Fam. *Pentatomidae*), New World genera of the tribe *Halyini* (Fam. *Pentatomidae*) except the genus *Brochymena*; *Notius*, an Australian genus of the tribe *Halyini* and several isolated examples in the tribe *Pentatomini* like *Bothrocoris*, *Lopadusa*, *Tibilis*, *Paratibilis*, and *Placocoris* also belong in this category.

7. Trichobothria arranged transversely, the ental one of the pair in the spiracular line, or the pair bisected by the spiracular line: *Aphylidae*¹, *Sehirinae* (Fam. *Cydnidae*), *Megaridae* and the great majority of the *Pentatomidae* with its numerous subfamilies and tribes, except those already noted or to be noted as belonging to a different category.

8. Trichobothria transverse, the ectal one of the pair in the spiracular line, the ental one distinctly not so: all of the *Scutellerinae* (Fam. *Pentatomidae*), most of the Old World examples of the tribe *Halyini*, as well as the New World genus *Brochymena*.

9. Trichobothria transverse and both totally entad of the spiracular line, sometimes rather distant from it, i. e., placed somewhat near the center of the pseudosuture: *Urostylidae*, some *Dinidorinae* (Fam. *Pentatomidae*), many *Phyllocephalinae* (Fam. *Pentatomidae*) like *Gellia*, most *Tesseratominae* (*Pentatomidae*), and the *Acanthosomidae*.

Thus far the present author had not assigned any phyletic sequence to these different patterns, nor is he in a position to do so with the limited information at hand. There does seem to be however, a certain degree of consistency of a pattern within a subfamily or a tribe. It will be interesting to see how much further this study might be carried in the near future.

MORPHOLOGY OF THE ABDOMEN AND FEMALE ECTODERMAL GENITALIA OF THE TRICHOPHOUS HETEROPTERA AND BEARING ON THEIR CLASSIFICATION

PAVEL ŠTYS

Chair of Systematic Zoology, Charles University, Praha, ČSR

Although various recent investigations have contributed greatly to the knowledge of morphology, evolution and higher taxonomy of Heteroptera of the suborder *Geocorisae*, there are still many different opinions as to the evolution and taxonomy of the group *Trichophora*, which

¹ In the *Aphylidae* the trichobothria are definitely present, contrary to statements made by other authors; they are, however, exceedingly minute, extremely difficult to see, and are quite readily overlooked.

includes the superfamilies *Lygaeoidea*, *Coreoidea*, *Pyrrhocoroidea* and *Pentatomoidea*. Here I will deal with the results of my studies on the abdomen and female genitalia of the first three superfamilies, omitting the superfamily *Pentatomoidea*, which is evidently isolated and monophyletic. I have studied members of all the families except the *Hyocephalidae* and female *Colobathristidae*; the latter, however, have been described by Pendergrast (1957) and Scudder (1959).

Morphology

The results of my studies on the abdomen and female genitalia often differ from the currently accepted views on the origin and homology of various structures, and have led to the necessity of some changes in the established morphological terminology. Here I will mention only the structures which seem to be the most important from the taxonomical point of view.

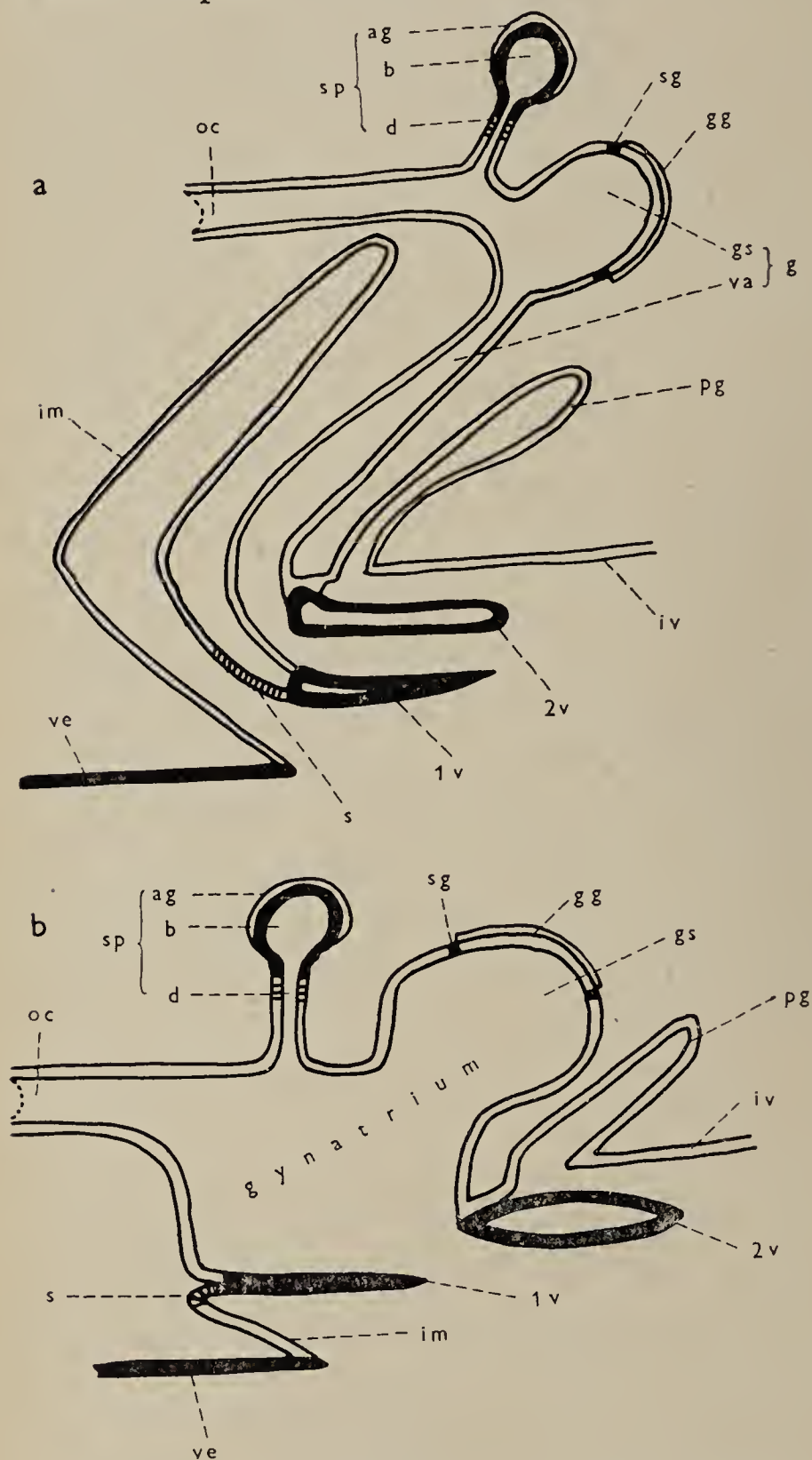


Fig. 1. Scheme of a) the lygaeoid type, b) the coreoid type of inner female genitalia.

Lettering: ag = apical gland, b = spermathecal bulb, d = spermathecal duct, g = gynatrium, gg = gynatrial gland, gs = gynatrial sac, im = intersegmental membrane VII-VIII, iv = intervalviferal membrane of the IX urite, oc = common oviduct, pg = paragenital gland, s = VIII sternum (remnant), sg = sclerotizations of gynatrial glands, sp = spermatheca, va = vagina, ve = VII ventrite, 1v = the first valvula, 2v = the second valvula.

a) The VII ventrite is medially cleft or at least deeply sinuate in the *Lygaeidae*, *Largidae*, *Stenocephalidae*, *Coreidae* and *Piesmatidae*. I am taking this character as archaic, because it occurs usually with a well developed and unreduced ovipositor. The uncleft VII ventrite is found in *Alydidae*, *Rhopalidae*, *Pyrrhocoridae* and *Berytidae*.

b) The ovipositor of the archaic laciniate type occurs in *Lygaeidae*, *Largidae*, *Stenocephalidae*, *Berytidae*-*Metacanthinae*, *Coreidae*-*Pseudophloeinae* and *Piesmatidae*.

The first valvifer is fused with the VIII ventral laterotergite in *Berytidae-Berytinae*. Scudder (1959) has stated that such fusion is a characteristic feature of *Cimicomorpha* and is not in *Pentatomomorpha*. Thus the subfamily *Berytinae* is the only known exception. The trend to the reduction of ovipositor appears in *Coreidae-Coreinae* and *Meropachydinae*, *Rhopalidae*, *Alydidae* and *Pyrrhocoridae*. In each of the mentioned groups it is possible to find a reduction, although not always the same. The most reduced ovipositor occurs in *Pyrrhocoridae* and in the genus *Alydus* F., where the plate-shaped type of ovipositor is developed and the second valvifers are united.

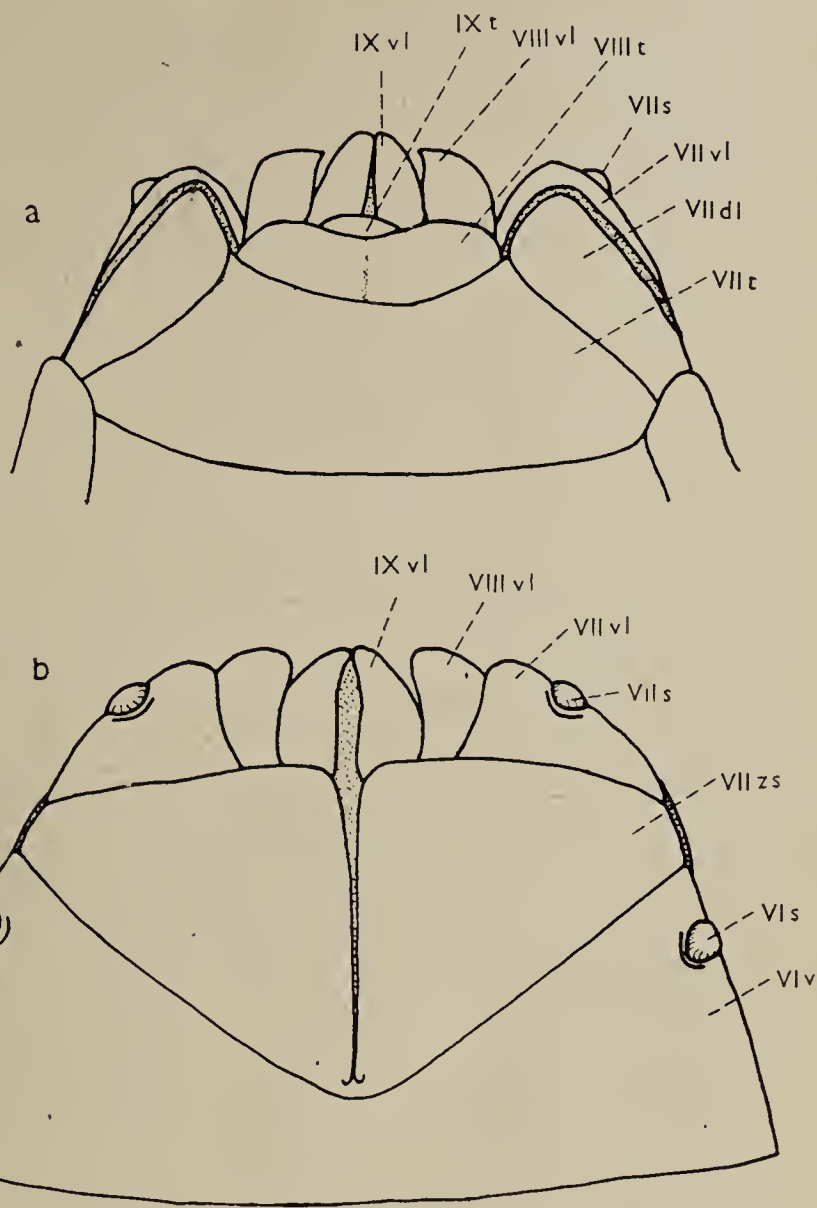


Fig. 2. *Piesma capitata* (Wolff), female
a) dorsum of terminal abdominal segments, b) venter of terminal abdominal segments.

Lettering: dl = dorsal laterotergite, s = spiracle, t = medial tergite, v = ventrite, vl = ventral laterotergite, zs = zygosternum. The Roman numerals indicate the corresponding urites.

c) The inner ectodermal genitalia are essentially of two types (figs. 1 a, b). The lygaeoid type occurs mostly in the groups with the well developed ovipositor and long intersegmental membrane VII—VIII, and it is defined by the presence of a vagina. It is an anterior, very narrowed portion of the gynatrium which is often called the “genital chamber”. The presence of the gynatrial sac with a pair of sclerotizations of the gynatrial glands, called also “ring sclerites”, is a primitive feature. In the coreoid type the vagina is not developed, but the presence of the sac and a pair of sclerotizations is a generalized feature. This type of inner genitalia is characteristic mostly of the groups with reduced ovipositor and short intersegmental membrane VII—VIII. In both types the paragenital glands are developed and open into the intervalviferal membrane of the IX urite.

The lygaeoid type of gynatrium is more archaic than the coreoid one, which can be derived from the lygaeoid type. The latter may be found in *Lygaeidae*, *Largidae*, *Stenocephalidae* and probably also in *Piesmatidae*. *Largidae* and *Stenocephalidae* are more specialized than *Lygaeidae* because of the loss of gynatrial sac and location of the sclerotizations of gynatrial glands in the walls of vagina. The coreoid type with sac and paired sclerotizations occurs in *Coreidae-Pseudophloeinae*, *Alydidae-Micrellytrinae*

and in some species of *Rhopalidae*; gynatrial sac with unpaired sclerotizations is found in *Coreidae*-*Coreinae*, *Alydidae*-*Alydinae*, *Berytidae* and in the remnant of *Rhopalidae*; the sclerotizations are missing in *Pyrrhocoridae*. The coreoid type with reduced gynatrial sac and unpaired sclerotizations occurs in *Coreidae*-*Meropachydinae*. Secondary sclerotizations of the gynatrium and special modification of the opening of spermatheca has been ascertained in *Coreidae*-*Meropachydinae* and *Pyrrhocoridae* in very similar form. The inner genitalia of *Berytidae*-*Metacanthinae* are rather intermediate between both mentioned principal types.

d) *Spermatheca*, especially its pump apparatus has been profoundly studied by Pendergrast (1957). I should like only to stress that spermatheca with undifferentiated bulbous occurs in some *Lygaeidae* and in *Piesmatidae* and *Alydidae*. In *Lygaeidae* and *Piesmatidae* this seems to be a primitive condition, but in *Alydidae* the spermatheca should be taken as highly specialized, with respect to the extreme modification and formation of secondary structures in female genitalia.

e) Structure of the tergal region of the IX urite is a very important and constant character. In the groups of *Trichophora* examined there are not clearly individualized ventral laterotergites on this segment. They can be separated from their tergum at most by the narrow connexival line of weaker sclerotization. On the contrary in the piesmatid genus *Piesma* Le Pel. & Serv. (figs. 2 a, b) the ventral laterotergites of the IX urite are distinctly separated from corresponding tergite in the shape of the entirely individualized plates, displaced somewhat posteriorly, and turned a little dorsally. In this genus occurs also the conspicuous individualization of the VIII ventral laterotergite and the complete separation of the VIIth from corresponding zygosternum. These features are unique in *Trichophora*. I think that individualization of the mentioned sclerites is a character of high phylogenetic importance and undoubtedly archaic in nature, because the separation of ventral laterotergites from the dorsal parts of tergites is a characteristic and primitive feature of the suborder Geocorisae. Some of the mentioned tergal structures in the genus *Piesma* Le Pel. & Serv. were misinterpreted in the paper by Drake and Davis (1958). The tergal structures of other genera of *Piesmatidae* are more specialized, as this appears in the figures given by the mentioned authors.

f) *Trichobothria*. I have also reexamined the arrangement of abdominal trichobothria in the studied families. In principle we can distinguish two groups:

1. *Piesmatidae*, with reduced number of trichobothria in the genus *Piesma* Le Pel & Serv. or with missing trichobothria in *Mcatella* Drake and *Miespa* Drake (Drake and Davis 1958).

2. The rest of other families with more elaborated and in principle common system of ventral trichobothria. The differences in the arrangement of trichobothria are here only at familiar and subfamiliar level. In this group we may distinguish the lygaeoid and coreoid types, but the differences are not as fundamental as Tullgren (1918) has indicated. Chaetotaxy of *Lygaeidae*, *Colobathristidae*, *Largidae*, *Pyrrhocoridae*, *Stenocephalidae* and *Berytidae* is of the lygaeoid type. *Berytidae*-*Metacanthinae* keep the lygaeoid arrangement of trichobothria in a little reduced form, but the subfamily *Berytinae* has only two pairs of trichobothria on the III ventrite. The coreoid type of the arrangement of trichobothria appears in *Coreidae*, *Rhopalidae* and *Alydidae*. I should like to stress that *Meropachydinae* and some tribes of *Coreinae* differ in some respects of chaetotaxy from all families of this group. The necessity of hierarchical changes within *Coreidae* will probably arise after the more detailed studies of this family.

Female Genitalia and Taxonomy

Before discussing the results I should like to mention the applicability of the structures of the female genitalia of the group Trichophora in taxonomy. There is no doubt that various structures will be of great value in the taxonomy at specific and generic level. Especially well applicable characters will be found in groups with reduced ovipositor. A trend to the reduction of the ovipositor is, however, characteristic for the whole group of Trichophora and similar structures may occur as a result of parallel development, even in groups apparently unrelated (e.g. *Pyrrhocoridae* and *Meropachydinae*). Therefore, considering the relationships of higher taxa, we must use the female genital characters with caution, due to the fact that the female genitalia seem to be less stable than the male organs in the process of evolution, in spite of the widely accepted opinion of Kullenberg (1947).

Taxonomical Discussion

We now have the problem of intercolating these results into the existing knowledge of morphology and taxonomy of *Trichophora*. The known morphological data are for the present, however, too controversial and incomplete for the exact reconstruction of the evolution of Trichophora. It is, however, possible to make certain suggestions, especially to the classification at superfamiliar level.

a) *Piesmatoidea* n. superfam. The family *Piesmatidae* differs in many respects from the other trichophoran families. The structure of the tergites on the terminal urites in the genus *Piesma* Le Pel. & Serv. suggests that this group has separated from the common lygaeo-coreoid stem before the divergence and differentiation of the lygaeoid and coreoid families. Although at variance with the opinion of Drake and Davis (1958), I consider the genus *Piesma* Le Pel & Serv. more archaic than the other genera of *Piesmatidae*, namely *Miespa* Drake and *Mcatella* Drake. My opinion is supported by the presence of trichobothria, by the structure of phallus, as well as by the structure of genital urites in *Piesma* Le Pel & Serv. The family *Piesmatidae* differs from all considered trichophoran families by the peculiar arrangement of trichobothria or by the lack of them, by the ovarium with mere 6 ovarioles, by the archaic and quite peculiar shape of the spermatheca, by the lack of accessory glands in the male genitalia, by the development of the propleural cavities, by possessing two-segmented tarsi and by some other characters. Up to now the family *Piesmatidae* has been taken as closely allied to *Lygaeidae*, especially the subfamily *Cyminae*, and to *Berytidae*. I consider the same position of the dorsal abdominal glands and the superficial resemblance in these groups, to be mere convergence or the retention of some external features, possessed by the ancestors of the whole trichophoran stem. From the above reasoning, I am establishing a new superfamily *Piesmatoidea* n. superfam. to comprise the family *Piesmatidae* Am. & Serv., 1843.

b) The superfamily *Coreoidea* Reuter, 1910. The other families of *Trichophora* (excluding *Pentatomoidea*) are at present distributed in the superfamilies *Lygaeoidea*, *Coreoidea* and *Pyrrhocoroidea*. The superfamily *Pyrrhocoroidea* cannot be maintained. *Largidae* are closely allied to *Lygaeidae*. *Pyrrhocoridae* have lygaeoid as well as coreoid characters and differ from *Coreoidea* and *Lygaeoidea* only in one important character: in the conspicuously plate-shaped type of ovipositor. Undoubtedly it is a very specialized feature which cannot be a reason for the maintainance of the superfamily. In the *Largidae* and *Pyrrhocoridae* the lack of ocelli and possession of more elaborate membrane venation do no necessity to link these families. Both characters appear also in some *Lygaeidae*. The differences between *Lygaeoidea* and *Coreoidea* formerly accepted have now been invalidated by recent researches. Scudder (1959) and others have stated that there are no sharp differences between these groups in the structure of phallus. I believe that the

presence and the degree of development of the conjunctival appendages in the *Trichophora* depends always on the degree of reduction of the ovipositor. In both superfamilies the trichobothria are arranged similarly, and the differences are not of superfamilial level. The families *Berytidae*, *Stenocephalidae*, *Pyrrhocoridae*, *Colobathristidae* and *Hyocephalidae* possess lygaeoid as well as coreoid characters. All families of these superfamilies have the same basic plan of structure of the genitalia, and in principle the same caryotype. Therefore I assume that it is necessary to join the mentioned three superfamilies and, of course, *Berytoidea* Beier, 1936, into one, which must be called *Coreoidea* Reuter, 1910. Leston (1958) and Scudder (1959) came to the same conclusion, although they did not express it formally.

My recent investigations suggest that the suborder *Geocorisae* may be divided into the following superfamilies: *Pentatomoidea*, *Coreoidea* (incl. *Lygaeoidea*, *Pyrrhocoroidea* and *Berytoidea*), *Piesmatoidea*, *Aradoidea*, *Reduvioidea*, *Miroidea* (incl. *Tingoidea*), *Cimicoidea*, *Dipsocoroidea* and *Saldoidea*. About 6 families are, for the present, of uncertain relationship.

c) Relationships within the *Coreoidea*. The results of my studies confirm the family rank of *Largidae*, *Stenocephalidae*, *Rhopalidae* and *Alydidae*. *Largidae*, though by somatic characters closely resembling *Pyrrhocoridae*, differ principally in the structure of genital apparatus. *Stenocephalidae* have the genitalia and trichobothria distinctly of lygaeoid type and thus differ profoundly from the family *Coreidae*. From the latter must be excluded also the *Rhopalidae* and *Alydidae*, because the trend to the reduction of ovipositor is quite different in each of these families. In the family *Coreidae*, *Pseudophleinae* are the most primitive, and *Meropachydinae* the most specialized as to genitalia. In the family *Alydidae* the subfamily *Micrelytrinae* is more archaic than *Alydinae*. In *Berytidae* the subfamily *Metacanthinae* is undoubtedly more primitive than *Berytinae*. The well known lygaeoid genus *Cymus* Hahn has been recently placed in this family by Southwood and Leston (1959). They have mentioned that one of the reasons was the structure of female genitalia. This is not confirmed by my studies of this genus. *Cymus* possesses female genitalia and trichobothria of apparently lygaeoid type, only the spermatheca shows certain affinity to that of some *Berytidae*. It must be admitted, on the other hand, that *Cymus* differs essentially from *Lygaeidae* and fits well in *Berytidae* with its doubled caryotype, position of dorsal abdominal glands, construction of antennae and mesoscutellum. We cannot exclude the possibility of the berytoid nature of this genus; if this is true, the *Cyminae* will represent the most archaic subfamily of *Berytidae* with many generalized lygaeoid characters.

As to evolution of the superfamily, I assume that the ancestors of the whole group were the bugs resembling the modern *Lygaeidae*. *Berytidae* are the most closely allied family to *Lygaeidae*. In them appears a trend to the reduction of female genitalia and trichobothria. The branch *Largidae*-*Pyrrhocoridae* is perhaps closer to *Lygaeidae* than to the coreoid families. It is characterized by trend to the anastomosis of veins of the membrane and by the loss of ocelli; both trends may be traced in the family *Lygaeidae* (*Phasmosominae*, *Slaterellinae*) as well.

The *Pyrrhocoridae* seem to be related to *Largidae*. A number of important coreoid characters in *Pyrrhocoridae* is, however, surprisingly high. That can be explained, for the time being, only by their parallel development.

Much closer relationship of *Stenocephalidae* to *Lygaeidae* than to the coreoid families is suggested by all important characters except the membrane venation. It is possible however, that *Stenocephalidae* are the most primitive family of the coreoid branch retaining many archaic lygaeoid characters including chaetotaxy, but having already developed the peculiar coreoid system of membrane venation. All three coreoid families

are closely related and are more specialized than the lygaeoid families. The most specialized family as to the genitalia are, without any doubt, *Alydidae*.

Knowledge of the morphology of *Hyocephalidae* and *Colobathristidae* is not sufficient, but in both families coreoid as well as lygaeoid characters may be found.

REFERENCES

- DRAKE, C. J. and DAVIS, N. T. (1958): The Morphology and Systematics of the Piesmatidae (Hemiptera), with Keys to World Genera and American Species. — Ann. Ent. Soc. Amer. 51: 567—581. — KULLENBERG, B. (1947): Der Kopulationsapparat der Insekten aus phylogenetischen Gesichtspunkt. — Zool. Bidr. Uppsala 25: 79—90. — LESTON, D. (1958): Chromosome Number and the Systematics of Pentatomomorpha (Hemiptera). — Proc. Xth Int. Congr. Ent. Montreal 2: 911—918. — PENDERGRAST, J. G. (1957): Studies on the reproductive organs of the Heteroptera with a consideration of their bearing on classification. — Trans. R. ent. Soc. Lond. 109 (1): 1—63. — SCUDDER, G. G. E. (1959): The female genitalia of the Heteroptera: morphology and bearing on classification. — Trans. R. ent. Soc. Lond. 111 (14): 405—467. — SOUTHWOOD, T. R. E. and LESTON, D. (1959): Land and Water Bugs of the British Isles. — London & New York, 436 pp. — TULLGREN, A. (1918): Zur Morphologie und Systematik der Hemipteren I. — Ent. Tidskr. 39: 113—133.

FACTORS ASSOCIATED WITH THE POSSIBLE ORIGIN OF SOME OF THE HIGHER CATEGORIES OF LEAFHOPPERS (Homoptera, Cicadelloidea)

J. W. EVANS

Australian Museum, Sydney

The Cicadelloidea comprise approximately some 1500 described genera. These can be segregated into 6 natural Families of which the best known are the *Cicadellidae* and the *Membracidae*.

While general agreement has not yet been reached on the matter of the limits of some of the subfamilies and Tribes of the *Cicadellidae*, several, because of their very distinctive characteristics, are universally accepted.

There are two principal reasons why groups of genera are regarded as constituting Subfamilies and Tribes. One is because they share in common certain characteristics and the other because they are separated by discontinuities from other such groups of genera.

In many instances it is probable that the differences which separate Subfamilies and Tribes from each other are of the same basic nature as those which separate genera and species. That is to say they owe their initiation to genetic changes of a minor nature. Their greater magnitude is associated with the considerably longer period of time involved which will have permitted the accumulation of a larger number of divergent characters.

In other instances it is possible that discontinuities between populations leading to tribal differentiation may have arisen by a process of macromutation.

It is the purpose of this paper to draw attention to some recently recorded apparent instances of such a type of genetic change and to discuss their possible significance in relation to the origin of some of the higher categories of leafhoppers.

There is a Subfamily of small leafhoppers, the *Ulopinae* which comprises 4 Tribes. The most generalised ulopids which belong to a Tribe, the *Ulopini*, retain a cephalic structural feature which has been lost in most leafhoppers since late Palaeozoic times. This is the separate identity of the maxillary plate.

Most known ulopids are dimorphic and in one form they have, and in the other they lack, hind wings. This dimorphism has, in several instances, led to the 2 forms of a single species being placed in separate genera.

So far as is known most ulopids live in concealed situations at the base of their food plants and hence, unless specially searched for, are seldom taken in general collecting.

There are, however, 2 genera of ulopids containing species which are known only in the fully winged condition and which are arboreal insects. One of these genera, *Moonia* Distant, occurs in India and lacks any characteristics of a specialised nature.

The Type species of the other genus, *Coloborrhis corticina* Germar, is widely distributed in Africa where it is the only representative of the genus to occur.

The several features in which *C. corticina* differs from *Moonia* spp. are all in the nature of specialisations. Thus, the head of the former instead of being entirely facial with ventral ocelli is sharply bent along the axis of the antennal ledges and its posterior part, on which the ocelli are situated, is vertical and forms a continuous surface with the declivous pronotum. The scutellum, instead of being uniformly flat is slightly raised posteriorly and the forewings instead of having the normal basic pattern of cicadellid venation have reticulate venation and occasionally the anal veins in the clavus are confluent ante-apically, forming a Y-vein.

The hind tibiae of *C. corticina* are narrow and flattened externally, while those of the two first thoracic segments are wide and flattened, unlike the tibiae of *Moonia* spp., all three pairs of which are narrow and quadrilateral in section.

In 1917 Jacobi recorded *Coloborrhis corticina* from Madagascar and at the same time he described a new species from the island. Subsequently (Evans, 1953) I described three more species from Madagascar and more recently (Evans) I have described a further twelve.

There are many genera of insects which are represented in Madagascar by more numerous species than occur in the whole of Africa, and in many groups there are more endemic genera in the island than in the adjacent continent. For this reason the prolific speciation of an African insect in Madagascar calls for no special comment.

The remarkable feature of the speciation is not the quantity of species involved but the very considerable and unusual differences which separate them from each other.

In the paper in which twelve new species of *Coloborrhis* were recorded I described their speciation as "explosive" and sought to find an explanation of its occurrence. I failed, however, at the time to appreciate fully its significance from the evolutionary point of view.

There are two representatives of the Tribe Ulopini in Europe (*Ulopa reticulata* Fabricius and *U. trivia* Germar). Over the years their distinctive characteristics have been recognised by systematists as so outstanding that even as recently as 1946 (Ossiannilsson 1946) they have been placed in a Family, the *Ulopidae*, regarded as of equivalent status with the *Cercopidae* and *Cicadidae*.

The largest European cicadellid, *Ledra aurita* L., has also long been regarded by European workers as of such distinctiveness as to merit Family separation.

Both the *Ulopinæ* and the *Ledrinae* are undoubtedly ancient groups of pre-Tertiary origin, but while the former has representatives with a combination of several generalised characters, all ledrids are, though to a varying extent, specialised forms.

A characteristic common to all insects in the Tribe Ledrini is a large spatulate head bearing ocelli on the crown and species in some genera have extensive lateral prominences on the pronotum. Many, as well, have the venation of their forewings reticulate and have

flattened tibiae. None of the characteristics mentioned above is to be found among generalised ulopids.

In Australia there occurs a Tribe of the *Ledrinae*, the *Stenocotini*, which have a constant venational feature in their forewings. This feature, the development of a Y-vein in the clavus, while of universal occurrence in the *Fulgoroidea* is not found elsewhere, except as an occasional aberration, in the *Cicadelloidea*. Another unusual structural feature occurring in some genera of stenocotids is a crest-like elevated scutellum.

One more group of leafhoppers, the Membracidae, needs mention before returning to a consideration of speciation in the genus *Coloborrhis*. Although most authors recognise membracids as of equal distinctiveness as cercopids and cicadas, I prefer to regard them as one of the Families of the *Cicadelloidea*.

The most striking characteristic of membracids is their considerably enlarged pronotum, which may take many forms and of which one consists of a vertical elevation that is sometimes apically forked.

None of the several characteristics of the *Ledrini*, *Stenocotini* and *Membracidae* which have been mentioned occur in generalised ulopids. All, however, are to be found among the aberrant species of *Coloborrhis*.

Thus, some species of *Coloborrhis* have spatulate heads with dorsal ocelli. Most, though not all, have flattened tibiae and the venation of the forewing reticulate, while a few have a Y-vein in the clavus. Other species have the pronotum considerably elevated, sometimes as a single and sometimes as an apically forked column. Still others have the scutellum raised into a crest or even sail-like in shape.

A particularly interesting development is the occurrence in one species of a sharp proximal bend in vein *Cu 1* in the forewing, accompanied by the absence of the usual basal cross-vein between the median vein and the first Cubitus. Such a condition was of almost universal occurrence in Palaeozoic and early Mesozoic leafhoppers but has been recorded elsewhere among living insects only in the relict species, *Nicomia cicadoidea* Walker, from the Neotropical region (Evans, 1948).

It is not deduced from these observations that *Coloborrhis* is necessarily directly ancestral to the *Ledrini*, *Stenocotini* or *Membracidae*, even though it is certainly related to them. It is suggested, however, that discontinuities between populations of leafhoppers of a similar magnitude may have been responsible for the origin of some of the several subfamilies and Tribes of the *Cicadelloidea* and also of other groups of insects.

The factor which may have triggered the genetic disharmony involved and enabled the release and expression of genetic potentialities may have been associated with the restriction of the gene flow in a peripherally isolated population as has been suggested by Mayr (1954).

REFERENCES

- EVANS, J. W. (1948): Some observations on the classification of the Membracidae and on the ancestry, phylogeny and distribution of the Jassoidea. Trans. R. ent. Soc. Lond. 99: 502. — EVANS, J. W. (in press): Quelques nouveaux Cicadellides de Madagascar. Observations sur la signification évolutive de la spéciation dans le genre *Coloborrhis* Germar. — MAYR, E. (1954): Change of Genetic environment and Evolution. Evolution as a Process, p. 157. George Allen and Unwin Ltd., London. — OSSIANNILSSON, F. (1946): Svenska Insekt fauna 7 Hemiptera, Homoptera Auchenorrhyncha, Stockholm.

SCOPERTA DELLA DIOECIA OBBLIGATA IN *TYPHLOCYBA FICARIA* HORVÁTH (HEM. HOM. *TYPHLOCYBIDAE*)¹ (Nota riassuntiva)

CARLO VIDANO

Istituto di Entomologia dell'Università di Torino, Italia (diretto dal Prof. Athos Goidanich)

Nel quadro delle ricerche morfologiche, biologiche e tassonomiche che vado compiendo metodicamente sugli Emitteri Omotteri Auchenorrhinchi Tiflocibidi o Tiflocibini italiani, ho scoperto che la *Typhlocyba ficaria* Horváth presenta un ciclo biologico obbligatoriamente legato in successione cronologica ad almeno due specie di ospiti vegetali sistematicamente molto diversi. Il fenomeno che qui descrivo in breve forma riassuntiva è, occorre dire subito, profondamente diverso dalla polifagia (più raramente oligofagia) tanto frequente nella famiglia dei Tiflocibidi come in quelle di altri Auchenorrhinchi. La Cicalina in oggetto, per l'innanzi poco indagata sotto tutti gli aspetti, dal punto di vista ecologico era considerata strettamente monoica. La descrizione della specie risale a Horváth (1897, p. 631) che l'ha scoperta in Croazia su *Ficus carica*, cioè sull'unica entità botanica che anche successivamente è stata attribuita dai vari Autori, quali Haupt (1935, p. X. 217), Ribaut (1936, p. 111), Gomez-Menor (1951, p. 85), Grandi (1951, p. 808), come pianta ospite normale alla Cicalina stessa.

Ad un esame superficiale, poichè la Cicalina si incontra sul Fico dalla primavera all'autunno inoltrato, si poteva essere logicamente indotti a supporre che il ciclo della specie fosse monoico, al pari di quello di altri Tiflocibidi a biologia conosciuta (*Typhlocyba rosae* L. ad esempio), ovviamente con svernamento della specie medesima allo stato di uovo. Dalle mie indagini è emerso che il ciclo biologico della *Typhlocyba ficaria* risulta in realtà saldamente vincolato alla specie di *Urticales Moraceae Arctocarpeae Ficus carica* (nelle sue due varietà *caprificus* e *domestica*), ma soltanto durante la buona stagione. Ho infatti appurato che la specie abbandona costantemente in volo la pianta ospite al discorso alla fine della buona stagione per farvi ritorno, di nuovo allo stato immaginale in primavera. A questo punto delle indagini si poteva supporre che lo svernamento avesse luogo allo stato immaginale, come avviene per altre specie di Tiflocibidi (ad esempio *Zygina rhamni* Ferr. e la *Empoasca flavescens* F.: Vidano, 1958). La posizione sistematica della Cicalina doveva tuttavia far sorgere il dubbio su tale supposizione: infatti tutte le affini specie a ciclo biologico noto del genere *Typhlocyba* Germar sensu Ribaut (l. c. o meglio ancora quelle del sottogenere *Edwardsiana* Zachvatkin nel quale Dlabola (1951, p. 55) ha incluso anche la *T. ficaria*, svernano allo stato di uovo. Evidentemente la migrazione e la reimmigrazione dell'insetto dovevano attribuirsi ad adulti di due generazioni successive.

Per la saldatura del ciclo biologico della specie era pertanto necessario scoprire l'ipotetica generazione su un ospite che non fosse il Fico. La ricerca iniziata nel 1955 ha dato nel 1957 i primi risultati positivi, invero attesi ma non di meno sorprendenti. Nel biennio successivo si è ottenuta con facilità la conferma dell'interessante reperto in tutte le località indagate, sia del Piemonte che di altre regioni d'Italia, come Liguria, Campania e Puglia. La saldatura del ciclo biologico della *T. ficaria* ha luogo su *Rubiales Caprifoliaceae* del genere *Lonicera*. Specificatamente, il fenomeno è stato osservato su *Lonicera caprifolium*, *japonica* e *xylosteum*.

La *Typhlocyba ficaria* è specie polivoltina: nelle località di pianura e di collina e nel Piemonte indagate compie due generazioni su *Ficus* e una su *Lonicera*; essa è decisamente fillocola in tutti i suoi stati di sviluppo su entrambi gli ospiti, nelle cui foglie per effetto

¹ Pubblicazione N. 39 del Centro di Entomologia alpina e forestale del Consiglio Nazionale delle Ricerche (diretto dal Prof. Athos Goidanich).

delle punture di nutrizione sia di neanidi e ninfe che di immagini vengono provocate notevoli areole dechlorofillate, biancastre. Lo svernamento ha luogo nelle nervature e nei picciuoli fogliari delle *Lonicera*. Verso la metà di aprile nascono le neanidi della prima generazione, che divengono adulti entro la seconda quindicina di maggio. La migrazione dalle *Lonicera* al *Ficus* ha luogo alla fine di maggio e all'inizio di giugno e viene compiuta presso che soltanto dalle femmine state fecondate sull'ospite invernale. Sul Fico le due generazioni si succedono scalarmente, ma quasi senza accavallamenti, da giugno a tutto ottobre. Le uova vengono conficcate esclusivamente nelle nervature e nei picciuoli fogliari: quelle della prima generazione (seconda del ciclo della specie) sono reperibili dalla seconda decade di giugno alla seconda decade di luglio; quelle della seconda generazione (terza del ciclo della specie) dall'inizio di agosto alla fine di settembre. Ancora sul Fico, gli stati giovanili sono presenti ininterrottamente dalla terza decade di giugno alla fine di ottobre e gli adulti (comprendendo quelli giunti dalle *Lonicera*) dalla fine di maggio all'inizio di novembre. La migrazione dal Fico alle *Lonicera* è compiuta in prevalenza dalle femmine già fecondate. Con le ovideposizioni sull'ospite d'inverno, che vengono effettuate nei mesi di ottobre e novembre, si conclude il ciclo della specie.

In virtù del suo peculiare ciclo biologico suddescritto, ecologicamente la *Typhlocyba ficaria* non si deve inquadrare semplicemente tra le specie polifaghe o meglio oligofaghe, bensì tra quelle a eteroecia o meglio a dioecia obbligata. Essa in assenza del Fico non sopravviverebbe, ma sul Fico stesso non può compiere lo svernamento, il quale ha invece luogo sulle *Lonicera*, che ospitano una intera generazione della specie ma che a loro volta sono assolutamente abbandonate dall'insetto nei mesi estivi, da giugno a tutto agosto. Senza voler trarre delle conclusioni concernenti la ecologia originaria della specie, merita rilevare che, tra le due piante ospiti, mentre la *Lonicera* è rappresentata da specie indigene (*L. caprifolium* e *L. xylosteum* ad esempio), il *Ficus carica* (al quale com'è noto dobbiamo la presenza dell'unico Imenottero Calcidoideo Agaonide ad esso infeudato in Europa, la *Blastophaga psenes* L.) è stato introdotto, seppure in tempi remotissimi, dall'Asia (Cappelletti, 1959). Si rileva ancora che la *T. ficaria* si isola morfologicamente dalle specie congeneri nonchè dalle *Edwardsiana*: la considero *sp. typ.* del nuovo subg. *Ficocyba* Vidano descritto altrove. Infine, il reperto biologico qui illustrato induce a constatare che la *T. ficaria*, attraverso le generazioni del suo ciclo biologico che si succedono obbligatoriamente nell'anno su due differenti piante ospiti, soggiace a un fenomeno di dioecia che nel campo emitterologico trova comunemente riscontro soltanto tra specie notoriamente eterogoniche di Omotteri Sternorrinchi Afidoidei.

***Typhlocyba ficaria* Horváth — Schema di ciclo biologico**

Piante ospiti	Gen.	Feb.	Mar.	Apr.	Mag.	Giu.	Lug.	Ago.	Set.	Ott.	Nov.	Dic.
<i>Lonicera</i> spp.	o o o	o o o	o o o	o o o	— — — + + +							
<i>Ficus carica</i>					+	+ + + + o o o o	+	— — — — + + + + o o o o	+	+		
<i>Lonicera</i> spp.									+	+ + + + o o o o	+ + + + o o o o	o o o

Spiegazione dei simboli: o uovo, — stati giovanili, + immagine.

BIBLIOGRAFIA CITATA

CAPPELLETTI, C.: Botanica II, 817—1594, Torino, 1959. — DLABOLA, J.: A reclassification of palaearctic *Typhlocybinae* (Homopt. Auchenorrh.). Čas. Česk. Spol. Ent. LV, 44—57, Praha, 1958. — GOMEZ-MENOR, J.: Homópteros que atacan a los frutales. Bol. Pat. veg. y Ent. agr. XVIII, 51—88, Madrid, 1951. — GRANDI, G.: Introduzione allo studio dell'Entomologia I, 950 pp., Bologna, 1951. — HAUPT, H.: Unterordnung Gleichflügler, Homoptera. In „Die Tierwelt Mitteleuropas“ IV/3, X, 115—X, 622, Leipzig, 1935. — HORVÁTH, G.: Homoptera nova ex Hungaria. Termesz. Fuzet. XX, 620—643, 1897. — RIBAUT, H.: Homoptères Auchénorhynques I (Typhlocybidae). In Faune de France 31, 228 pp., Paris, 1936. — VIDANO, C.: Le Cicaline italiane della Vite (Homiptera Typhlocybidae). Boll. Zool. agr. e Bachic., S. II, v. 1, 61—115, Milano, 1958.

**BABRAS SONORIVOX JACOBI Y ACUTICEPHALA
ALIPUNCTA TORRES, PERTENECIENTES A DOS GENEROS
MONOTIPICOS BASADOS EN EJEMPLARES HEMBRAS.
SUS ALOTIPOS MACHOS (Homoptera: Cicadidae)**

BELINDO ADOLFO TORRES

Sabida es la importancia que tiene en la sistemática entomológica moderna el estudio de los genitales en las distintas especies, coincidiendo en la mayoría de los casos de ser los representantes machos los que muestran mayor número de elementos definitorios.

En la familia de los Cicádidos corresponde también a los ejemplares machos el poseer un enorme valor, muy superior al de las hembras por las características que nos suministran los distintos elementos de sus genitales, cubiertas timpánicas, opérculos, *meracanthus*, etc., de ahí la importancia que guarda el hecho de haber tenido la oportunidad de localizar y estudiar los Alotipos machos de las mencionadas especies.

I.

El género *Babras* fué creado por Jacobi¹ en el año 1907 en base a su única especie *B. sonorivox* Jac. Después del mencionado año nadie mas hizo referencia a ella, hasta que en 1957 tuve oportunidad de individualizar entre unos homopteros que había donado a la División de Entomología del Museo de La Plata el entomólogo Sr. Maldonado Bruzzone, el segundo ejemplar de la misma, el que pertenecía al sexo hembra como la especie original y fuera coleccionado en la misma provincia, Santiago del Estero (Argentina).

Con la consulta del holotipo que tuviera la gentileza de facilitarme el Director del Musée Zoologique de L'Université et de la Ville, Strasbourg, Francia, Professor L. Bouenouire y con el segundo ejemplar de referencia pude hacer la redescrición del género y su correspondiente especie².

Al comienzo del año 1960 en oportunidad de que el Señor Raul J. Llano me trajera homopteros para su identificación, pude reconocer entre ellos con verdadera sorpresa, presencia de un ejemplar macho de *B. sonorivox*, vale decir el Alotipo de la misma,

¹ Jacobi, A. 1907. Neue Cicadiden Südamerikas. Sitz. Ges. nat. Freunde, Berlin. 201—207.

² Torres, B. A. 1959. Tres notas homopterológicas. Acta Zool. Lilloana, 17: 255—262.

inclaculable valor por cierto. El mismo fué coleccionado en Mascasin, La Rioja (Argentina) por el Señor Eugenio J. Andrae y legado a nuestra Institución por el Señor Llano para quién dejamos constancia de nuestro agradecimiento.

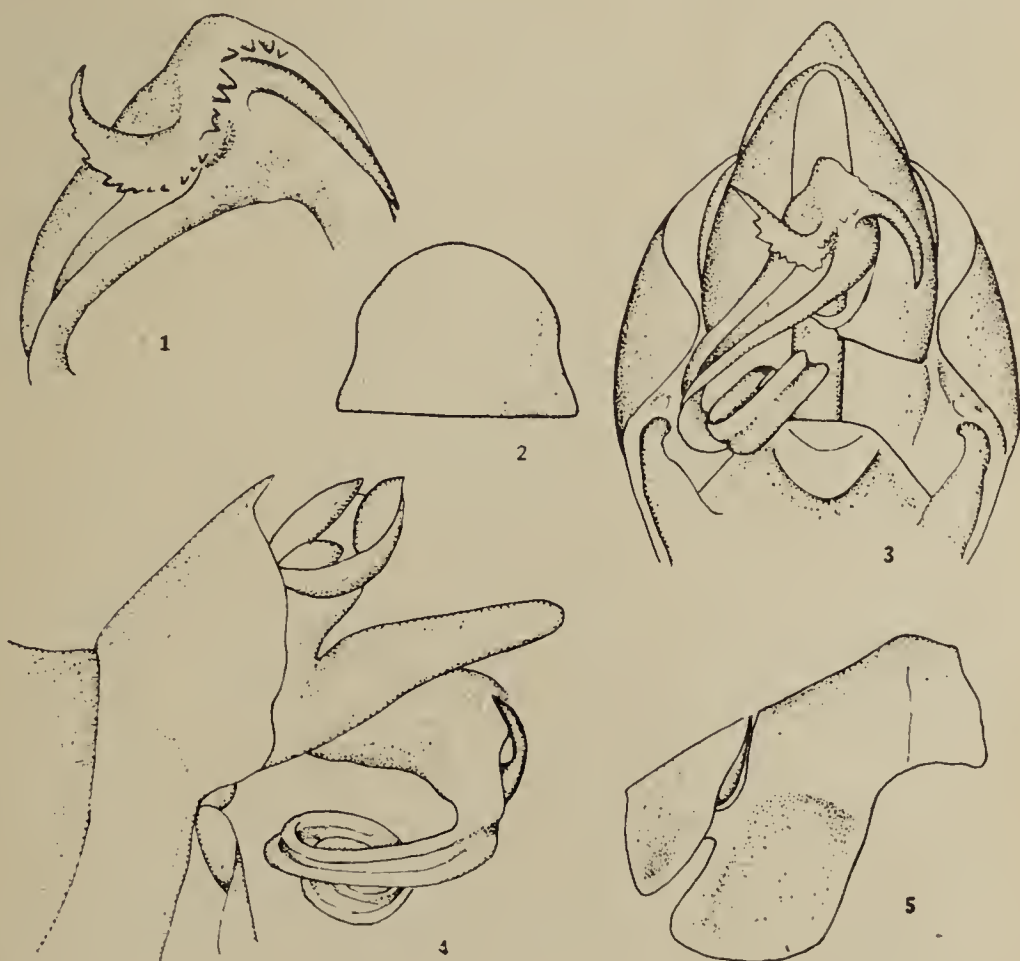
Babras sonorivox Jacobi

Alotipo ♂: Largo del cuerpo 18,5 mm; largo de las tégminas 22,5 mm; ancho máximo de las tégminas 9 mm. Expansión alar 52 mm.

Cabeza en su faz dorsal con la frente negra, vértex en el área limitante con los ojos compuestos, de igual color, el resto con amplias manchas castaño ocre hacia su margen anterior y una mas pequeña de igual color a cada lado de su área posterior. Postclípeo menos pronunciado que en la hembra, teñido de castaño oscuro, con una mancha triangular negra en su base. Cabeza en su faz ventral con el postclípeo castaño oscuro, mas intenso en los surcos laterales y surco longitudinal. Anteclípeo negro, aclarado en su base.

Tórax dorsalmente, con el pronoto castaño ocre mostrando la ancha raya central longitudinal casi interrumpida en su parte media por un paulatino afinamiento; manchas castaño de los surcos mas atenuadas que en la hembra, parte superior de sus expansiones pronotales no maculadas. Tégminas con las nervaduras en general casi negras, celdilla basal en la mayor parte de su superficie y nervadura costal integramente, de color negro. Tórax ventralmente con las patas presentando igual coloración que en la hembra. Opérculos medianamente desarrollados, negros en su tercio basal, ocre amarillentos en el resto de su superficie; *meracanthus* bien desarrollados, casi totalmente teñidos de amarillo ocre.

Abdómen con los urotergitos castaño claro en general, suavemente esfumados de castaño oscuro. Urotergito I casi totalmente teñido de negro, II manchado de igual color en gran parte de su superficie; III al VII inclusive, con una mancha negra en su parte media dorsal, VIII sin manchas, *pygophor* con su espina teñida de pardo oscuro, una pequeña mácula de igual color en la base del mismo. Membranas intersegmentales de color rojizo. Urosternitos castaño claro con su borde posterior de color castaño ocre; urosternito basal manchado ampliamente de negro. Abdómen en forma cónica.



Babras sonorivox Jacobi (Alotipo ♂):
Fig. 1. Formación y procesos del
phallosoma; Fig. 2. Urosternito VII;
Fig. 3 y 4. Terminales y genitales
en vista posterior y lateral respec-
tivamente; Fig. 5. Opérculo y *mera-*
canthus.

Diferencias con el holotipo ♀: Las principales diferencias estarían dadas en que el Alotipo ♂ presenta el postclípeo mucho menos proyectado y otra coloración. La raya central longitudinal del pronoto se muestra interrumpida en su parte media, no apareciendo manchas en la parte superior de sus expansiones pronotales. Las tégminas con sus nervaduras negras, la celdilla basal casi totalmente teñida de igual color y la nervadura costal en toda su extensión de color negro. Por la coloración general de los uromeros y la aparición de manchas negras en la parte dorsal de cada uno de los urotergitos.

Alotipo macho: Mascasin (La Rioja) (II-1959), E. *Andrae* col., R. J. Llano leg., Col. Mus. La Plata.

II.

En oportunidad de una de las visitas que nos hiciera el Ing. Agr. A. Ruffinelli del Uruguay, traía entre el numeroso material de insectos para estudio, un cicádido que rápidamente llamó mi atención por tratarse de un ejemplar macho de un género monotípico que me pertenece, *Acuticephala*¹ basado en la especie *A. alipuncta* Torres. Ante mi requerimiento tuvo la gentileza de legarlo a nuestra División por lo cual le quedamos sumamente agradecidos. El único ejemplar que sirvió para la creación del mencionado género fué capturado en la provincia de Entre Ríos, correspondiendo a una hembra, el cual se encuentra incompleto en cuanto a rostro, patas, hipandrio, etc. El nuevo ejemplar macho colectado en San Javier (Rio Negro) Uruguay, en mejores condiciones, nos permitió no solamente completar la diagnosis sino conocer el Alotipo macho de la especie de referencia.

Acuticephala alipuncti Torres

Alotipo ♂: Largo del cuerpo 16 mm; largo de las tégminas 14,5 mm; ancho máximo de las tégminas 5,5 mm. Expansión alar 35 mm.

Cabeza en su faz dorsal con el postclípeo menos proyectado que en la hembra. Cabeza en su faz ventral con el rostro castaño, mas oscurecido hacia la parte distal y alcanzando



Acuticephala alipuncta Torres (Alotipo ♂):

Fig. 1. Formación y procesos de *phallosoma*; Fig. 2. Urosternito VI. Fig. 3 y 4. Terminales y genitales en vista posterior y lateral respectivamente; Fig. 5. Opérculo y *mericanthus*.

¹ Torres, B. A. 1958. Nuevos géneros *Acyroneura* y *Acuticephala*, *Guaranisaria bicolor*, nueva especie. (Homoptera — Cicadidae.) *Neotrópica*, 4 (13): 17—26.

el área media de las coxas III. Coloración de la primera tagma mas intensa que en la hembra.

Tórax en su faz dorsal con el pronoto, mesonoto, al igual que las tégminas presentando igual coloración y distribución de máculas, pero algo mas intensificado. Tórax ventralmente con las patas de color castaño oscuro en general; coxas pardo oscuro manchadas irregularmente de castaño, fémures con iguales características; tibias II y III de color pardo, tibias I levemente mas claras. Opérculos verticales, *meracanthus* poco desarrollados, ambos de color castaño ocre, éstos últimos mas oscurecidos en su base.

Abdómen con los urotergitos y urosternitos de color castaño oscuro. Urosternito VII escotado en su borde posterior, hipandrio muy ancho en su parte basal y pronunciadamente aguzado en la distal.

Alotipo macho: San Javier (Rio Negro) Uruguay, J. Chebataroff col., A. Ruffinelli leg., Col. Mus. La Plata.

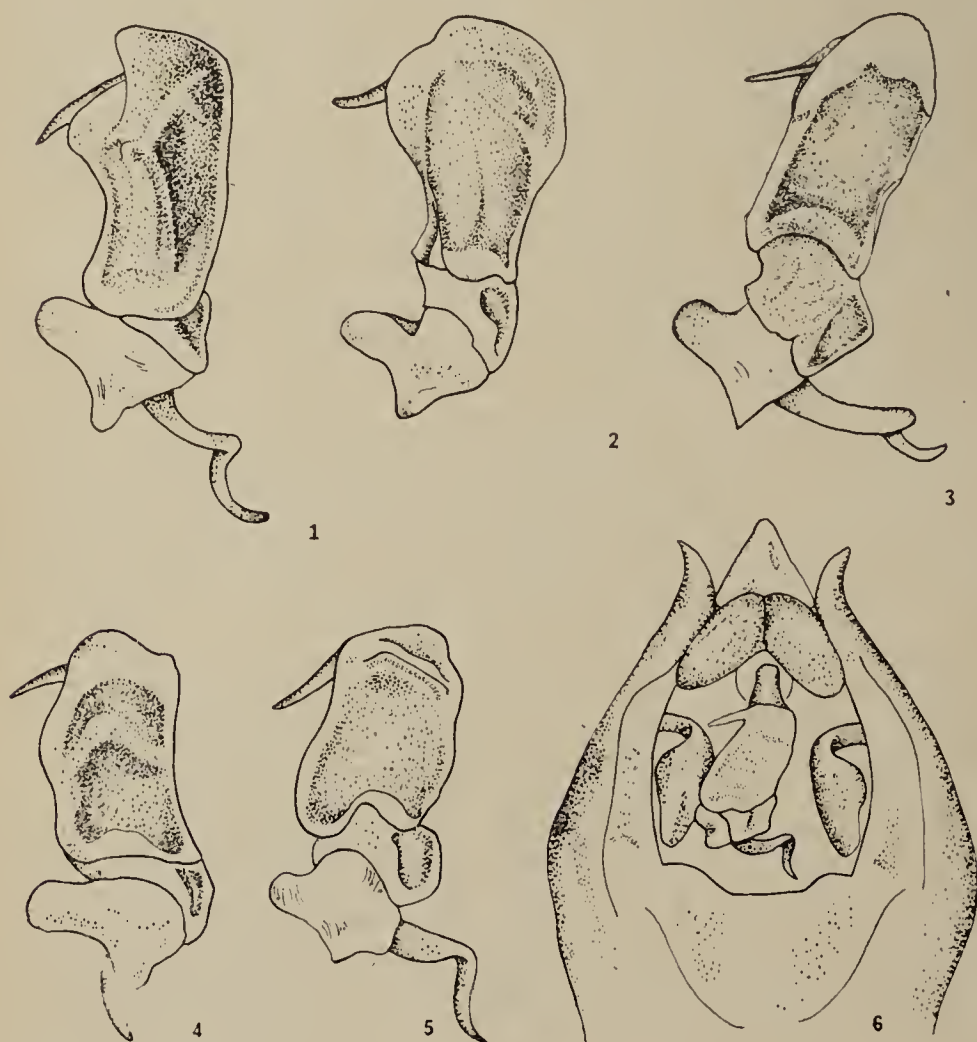
ESTUDIO DE LAS ESPECIES PROARNA BERGI DISTANT, 1892 Y PROARNA BUFO DISTANT, 1905. SU SINONIMIA. (HOMOPTERA — CICADIDAE)

BELINDO ADOLFO TORRES

Muchas eran las dificultades que se presentaban al tratar de reconocer dos especies de Distant, *P. bergi* y *P. bufo*. A pesar de tener suficiente material, resultaba imposible poder diferenciar una de la otra. Obtenidas las « fototipos » de las mismas pude comprobar que de acuerdo a los ejemplares que habían servido para fundar estas especies, evidentemente *P. bufo* resultaba de menor tamaño, con tégminas mucho menos maculadas y sombreadas, el área apical 1ª igual a la 3ª en longitud, no mas larga que la 3ª, como en *P. bergi* y el ancho de la 8ª igual a la longitud de la 7ª, no mas ancha como en *P. bergi* (esta última relación no es real de acuerdo a lo que muestran las fototipos), diferencias éstas, establecidas por el autor de las mismas. Además pude agregar a las antes mencionadas la de que en *P. bufo* las nervaduras mediana « m » y cubital « cu₁ » partían casi juntas de la celdilla basal, en cambio en *P. bergi* lo hacían separadamente; que la anastomosis situada entre la 2ª y 3ª nervaduras transversales se presentaba ampliamente infuscada en *P. bergi* y no maculada en *P. bufo*; que las áreas apicales no mostraban en su interior infuscación alguna en *P. bufo* y si en *P. bergi*; la posición levemente inclinada de la 1ª nervadura transversal con respecto a sus longitudinales en *P. bergi*, normal en *P. bufo*; la forma de la 8ª área apical, etc.

Vale decir que había reunido una serie de caracteres con los cuales pensaba poder individualizarlas sin dificultad alguna. Pero esto no fué así, por el hecho de que algunos de los caracteres diferenciales adjudicados para una especie se hacían presentes también en la otra especie y viceversa, lo que me obligó a tener que procurar abundante material y formar series amplias con ejemplares procedentes de una misma provincia, y aún más, de una misma localidad y hasta capturados en la misma fecha. Así me fué posible comprobar la existencia de una enorme variabilidad en cuanto a todos los caracteres que había utilizado D i s t a n t para su diferenciación, como así también en los que el suscripto creía

haber agregado en procura de una mas fácil separación. Pude separar mas de 300 ejemplares, dentro de los cuales podrían estar reunidas las dos especies en cuestión, formando una serie de 23 ejemplares de La Pampa, otra de 72 de San Ramón (Santiago del Estero), una serie de 21 ejemplares de Alta Gracia « La Granja » (Córdoba), otra de 8 ejemplares de Amaicha (Tucumán) y una final de Alta Gracia (Córdoba) de 8 ejemplares, todas ellas excluyendo la primera, obtenidas cada una por un mismo colector y en una misma fecha y en donde se encontraban representados ejemplares machos y hembras. Por el estudio de cualquiera de las series mencionadas fué posible comprobar: 1º Que el tamaño no es posible tomarlo en cuenta para la diferenciación de las citadas especies, pues hay una gran variación del mismo, que lleva a diferencias extremas de 7 y 8 mm. 2º En lo que respecta a coloración general la existencia de una muy corta pubescencia castaño amarillenta sobre el cuerpo especialmente sobre el mesonoto, hace aparecer ejemplares de una tonalidad castaño claro, pero la desaparición de la misma por el manipuleo tegumento y por ende el presentar una tonalidad mas sórdida; también hay ejemplares tanto en la captura como en su preparación, nos muestra la coloración mas oscura del tegumento y por ende el presentar una tonalidad mas sórdida; también hay ejemplares que muestran su tegumento de coloración general castaño claro, aún despojados de su pubescencia, es decir que existe variación de la coloración en general. 3º En cuanto a la presencia de máculas o infuscaciones en las nervaduras de las tégminas nos encontramos con toda la gama de variaciones, desde tégminas que muestran sus nervaduras con máculas puntiformes y en poco número, hasta las que se presentan fuertemente maculadas, incluyendo algunas anastomosis, combinaciones que pueden hacerse presentes tanto en ejemplares claros como en los mas oscuros. 4º El mesonoto generalmente presenta una coloración castaño oscuro uniforme, a veces mas claro o mas oscuro, mostrando en su parte basal media dos líneas curvas castaño claro, las cuales a veces casi desaparecen o se hacen notablemente visibles, completándose también con otras dos para dar origen a las dos manchas cónicas centrales que a menudo aparecen en Cicádidos. 5º El pronoto también muestra una coloración uniforme castaño claro o mas oscuro, suavemente castaño ocre en sus bordes laterales, pudiendo aparecer en muchos casos el disco del pronoto castaño



Proarna bergi Distant (♂):

Figs. 1—5. Formación y procesos distales del *phallosoma*, mostrando su variabilidad; Fig. 6. Terminales y genitales en vista posterior.

ocráceo, así como también mostrarse con su parte media manchado de castaño oscuro. 6° En cuanto a las tibias I y II, el anillo basal ocre puede hacerse bien notorio, como también ir paulatinamente desapareciendo hasta hacerlo totalmente; en igual forma los tarsos I y II, que se presentan generalmente ocreos en su base, pueden mostrarse totalmente oscurecidos, el tarso III de ocre puede pasar a una coloración totalmente pardo oscuro. 7° De acuerdo a otro de los caracteres utilizados para su diferenciación, o sea la relación entre el largo de la 1ª y 3ª celdillas apicales de las tégminas, la 1ª puede ser de igual longitud que la 3ª, tener una longitud mayor, como también presentarse mas corta que la 3ª, y estas diferentes relaciones hacerse evidentes en cualquiera de los ejemplares de coloración mas clara o mas oscura o en ejemplares mayor o menormente maculados en sus tégminas. 8° Que igualmente ocurre con la relación entre el largo de la 7ª y 8ª áreas apicales de las tégminas en donde si bien la 8ª en general es mayor que la 7ª, se presentan casos de casi una igualdad de longitud entre las mismas, relación que no guarda coincidencia con la tonalidad general del cuerpo o presencia de mayor o menor grado de máculas en las tégminas. 9° La posición de la 1ª nervadura transversal generalmente coincidente en la mitad de las correspondientes longitudinales, pueden desplazarse hacia el tercio apical de las mismas. 10° La inclinación de la 1ª nervadura transversal en las tégminas con respecto a las correspondientes longitudinales si bien en la mayoría de los casos responde a la posición normal con respecto a ellas, también puede mostrarse inclinada, pero con una desviación opuesta a la que podíamos observar en el género próximo a éste, como lo es *Tympanoterpes* Stål. 11° En lo que respecta a las nervaduras mediana « m » y cubital « cu₁ » pueden partir prácticamente unidas en su origen desde el área basal, o hacerlo totalmente separadas una de otra, combinaciones que se presentan en ejemplares de una u otra tonalidad o de diferentes grados de maculación. 12° La celdilla basal puede presentar su membrana inmaculada o manchada en un mayor o menor grado.

Si bien nos llama la atención en un examen a primera vista la aparición de ejemplares de una coloración general castaño no tan oscura como el resto de los ejemplares y coincidentes aquellos en parte con una mayor presencia de máculas en las tégminas, caracteres éstos que podrían orientarnos en la ubicación de *P. bergi* sin embargo por el análisis de las distintas series comprobamos que dentro de una misma de ellas aparecen también ejemplares claros con sus tégminas muy poco maculadas, así como también ejemplares mas oscuros y poco maculados que podrían coincidir con los supuestos caracteres diferenciales de *P. bufo* que sin embargo alternan con otros que muestran sus tégminas marcadamente maculadas.

Deducimos por lo tanto que la diferencia en tamaño, la coloración mas clara o mas oscura, el mayor o menor grado de manchas presentes en las tégminas, la relación de longitud entre la 1ª y 3ª y 7ª y 8ª áreas apicales de las tégminas, la unión o separación de las nervaduras « m » y « cu₁ » en su origen, la inclinación de la 1ª nervadura transversal con respecto a sus correspondientes longitudinales, la presencia o casi total ausencia de las rayas curvas en la base del mesonoto, las manchas anilladas de las tibias I y II, etc., son caracteres que no pueden ser tomados en cuenta para la posible diferenciación de estas dos especies, dado el enorme grado de variación de las mismas.

Realizado el estudio de los genitales de los machos se puede comprobar que tanto en los ejemplares mas claros como en los oscuros o maculados en mayor o menor grado, no aparecen diferencias respecto a su morfología. Haciendo la observación en toda una serie de ejemplares correspondientes a una misma localidad, se vuelve a repetir en cuanto a los genitales se refiere, el mismo caso de variaciones que aparecían en una serie en cuanto a coloración, tamaño, maculado de las nervaduras, relación entre distintas áreas, etc., variaciones que no guardan coincidencia alguna con la coloración, tamaño o grado de maculación de los distintos ejemplares de la serie. De tal manera se llega a la conclusión

que no hay posibilidad de separar a *P. bergi* de *P. bufo*, las cuales se ubican perfectamente dentro de cualquiera de los casos de variaciones estudiados. Dado que *Proarna bergi* fué descrita por Distant en 1892 y *Proarna bufo* por el mismo autor en 1905, por prioridad pasa esta última a constituirse en un sinónimo de la primera.

BIBLIOGRAFÍA CONSULTADA

DISTANT, W. L. (1892): On some undescribed Cicadidae, with Synonymical Notes. Ann. Mag. Nat. Hist., London, 10 (6): 54—67. — DISTANT, W. L. (1905): XXXVI. — Rhynchotal Notes. — XXX. Ann. Mag. Nat. Hist., London, 15 (7): 304—319. — DISTANT, W. L. (1906): A synonymic Catalogue of Homoptera, Cicadidae, British Museum, 1: 1—207. — DISTANT, W. L. (1914): Genera Insectorum. Homoptera. Fam. Cicadidae — Subfam. Gaeaninae, 158: 1—38.

DOS ESPECIES DE BERG PRACTICAMENTE DESCONOCIDAS, DEPOSITADAS EN EL „ZOOLOGISCHES MUSEUM DER HUMBOLDT-UNIVERSITÄT, BERLIN“. PROARNA MONTEVIDENSIS Y PROARNA URUGUAYENSIS (Homoptera: Cicadidae)

BELINDO ADOLFO TORRES

I.

Carlos Berg describió en el año 1882¹ una nueva especie de *Proarna* de Montevideo (Uruguay) que denominó *P. montevidensis*, expresando que el ejemplar que le sirvió para establecer la mencionada especie pertenecía al Museo Real de Berlin. Posteriormente en 1884² al hacer referencia de esta especie, dice «de no haber sido observada después ni en Buenos Aires ni en Montevideo, y que deberá ser muy rara o coleccionada lejos de Montevideo».

Ante la imposibilidad de su reconocimiento solicité al Doctor St. von Kéler, de Zoologisches Museum der Humboldt-Universität de Berlin la posibilidad de poder consultar el tipo, quién muy gentilmente accedió a mi pedido y al que dejo expresado mi agradecimiento, permitiéndome así poder aclarar un problema hasta ahora sumamente oscuro. El ejemplar con la característica etiqueta de determinación manuscrita por el autor, coincidente con el número de catálogo citado, «4460», posee otra etiqueta evidentemente adicionada, en donde figuran los datos de: Brasil, Sello, procedencia que lógicamente no responde a la cita original de Montevideo, tratándose claramente de un error lo mismo que el de su colector, Sellow.

Estudiando el tipo en cuestión, salta rápidamente a la vista su coincidencia con la especie de Distant, *Proarna capistrata*. Distant en 1885³ describió su nueva especie

¹ Berg, C. 1882. Contribución al estudio de las Cicadidae de la República Argentina y países limítrofes. An. Soc. Cient. Argent., 14: 38—48.

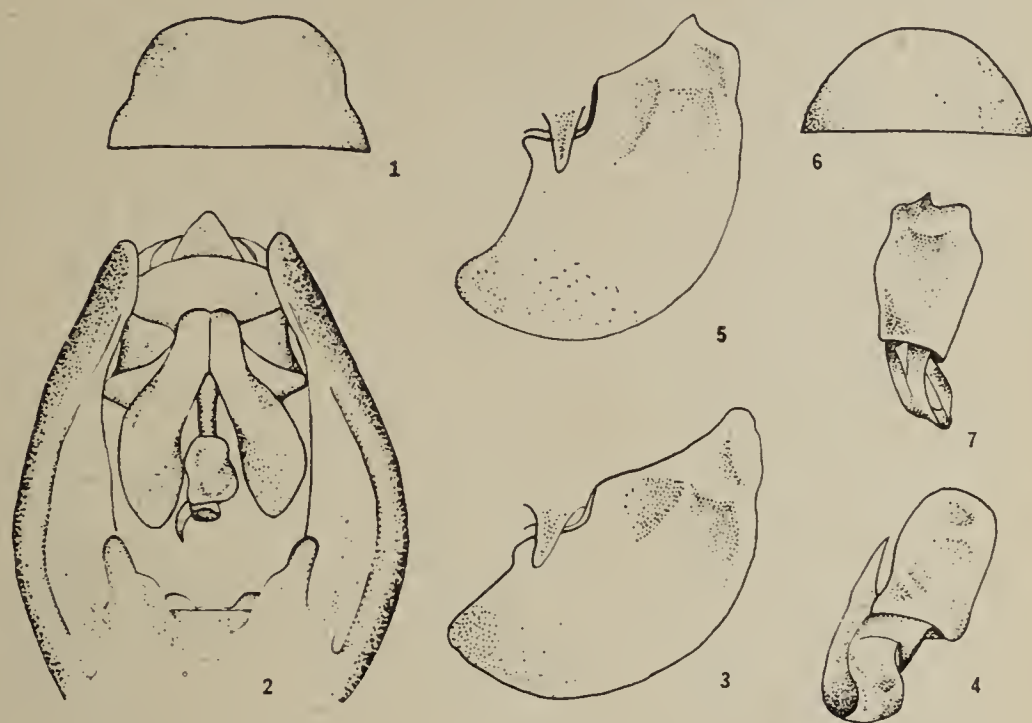
² Berg, C. 1884. Addenda et Emendanda ad Hemiptera Argentina. Hemiptera Homoptera. Fam. Cicadidae: 125—130.

³ Distant, W. L. 1885. Description of a new species of Cicadidae from Buenos Aires. Entomol. Month. Mag. 22—60.

P. capistrata, citando como habitat, Buenos Aires. Entre otras cosas dice el citado autor de la misma, «que habiendo el Prof. Carlos Berg sometidos los tipos de sus especies descriptas, como así también algunas otras no determinadas para que él hiciera la comparación e identificación, y habiendo encontrado entre ellas una especie distinta y aparentemente no descripta, y que teniendo la autorización del Prof. Berg para describirla, lo hace así». Posiblemente Berg al enviarle el material que le sirvió de base a Distant para describir su nueva especie, pensó que probablemente se tratara de otra especie distinta de *Proarna montevidensis* que él creara tres años antes, creencia en parte justificada si se tiene en cuenta la variación que sufre la especie y a la cual haré referencia mas adelante.

Proarna montevidensis Berg (♂):

Fig. 1. Urosteronito VII; Fig. 2. Terminales y genitales en vista posterior; Fig. 3. Opérculo y *meracanthus*; Fig. 4. Formación y procesos distales del *phallosoma*. - *Proarna uruguayensis* Berg (Holotipo ♂); Fig. 5. Opérculo y *meracanthus*; Fig. 6. Urosteronito VII; Fig. 7. Formación y procesos distales del *phallosoma*.



En cuanto a *P. capistrata*, de la que no solo poseo su «fototipo ♂» sino también un ejemplar macho perteneciente a la colección Berg que fuera comparado con el tipo, en general responden ambos a ejemplares que presentan sus tégminas muy poco maculadas, apenas una puntuación en la base de la 1ª celdilla y 1ª y 2ª nervaduras transversales; en cambio *P. montevidensis* de menor tamaño, presenta máculas puntiformes además de las anteriormente citadas, en la 3ª y 4ª nervaduras transversales, anastomosis entre 3ª y 4ª transversales, y la nervadura ambiente correspondiente a las áreas 5ª, 6ª, 7ª y 8ª apicales. Aparentemente, la diferencia de tamaño, pues *P. montevidensis* solo tiene un largo de 16 mm. y *P. capistrata* 20 mm., (refiriéndome a los tipos), la maculación de las tégminas bien notoria en la primera y casi desaparecida en la segunda especie y los diferentes lugares donde fueron colectadas, Uruguay la primera y Argentina la segunda, han sido posiblemente las causas que llevaron a uno y otro autor a creer estar ante especies diferentes. Además de poseer el tipo de *P. montevidensis* Berg, y un «Tipo comparado» de *P. capistrata* y su «fototipo», he contado con una serie de 32 ejemplares en donde hay representantes de Misiones, Santa Fé, Entre Rios, Buenos Aires y La Pampa en la Argentina, como también del Uruguay y Brasil, que me han permitido estudiar a fondo la amplia variación de estas supuestas especies diferentes, en cuanto a tamaño, a distribución de las máculas de las tégminas, como así también de las manchas especialmente en la cabeza, pronoto y abdómen, y así llegar a una conclusión definitiva.

Al examinar unos pocos ejemplares parecería que existiera una cierta relación inversa entre el tamaño y la maculación de las tégminas, vale decir que a mayor tamaño correspondería una menor maculación. Estudiando esta posible relación en muchos ejemplares y en series de una misma localidad, como lo hecho en 7 ejemplares de Arroyo Salado, Bolivar (Prov. Bs. As.) colectados por el Señor R. Llano y en 5 ejemplares de Misiones, se puede comprobar que esto no es real, pues hay representantes de máximo tamaño con las

tégminas totalmente maculadas, así como de mínimo largo con las tégminas casi immaculadas. En cuanto a tamaño se refiere la variación es muy grande, pues fluctúa entre unos 16 y 20 mm. No existe ninguna relación de tamaño en cuanto a distribución geográfica se refiere, además en una misma serie encontramos representantes de diferente largo de cuerpo. La variación en cuanto a grado de maculación de las tégminas es evidente, pues en las series formadas encontramos ejemplares muy maculados o poco maculados. La variación del maculado en las tégminas esta dado por la aparición de manchas puntiformes en la base de la 1ª celdilla apical y 1ª y 2ª nervaduras transversales; al aumento de las mismas por la presencia de manchas en las anastomosis entre la 2ª y 3ª nervaduras transversales; manchas en la 3ª nervadura transversal y finalmente la aparición de maculaciones puntiformes en la nervadura ambiente coincidente con la 3ª, 4ª, 5ª, 6ª, 7ª y 8ª áreas apicales, en su mayor expresión, pudiendo las mismas hacerse lineales. Hay casos de la variación en que las tégminas pueden presentarse prácticamente immaculadas. Evidentemente los representantes de Misiones, vale decir los mas septentrionales ofrecen una mayor maculación, traducida también en su aspecto lineal, pero debo destacar que en la serie de Misiones, 1 ejemplar de Posadas presenta sus tégminas prácticamente immaculadas y otro de Yaguara Minas, Brasil con la maculación muy poco definida.

En lo que respecta a la variación de las manchas del cuerpo, las mismas pueden estar dadas por presentar la cabeza en su faz dorsal manchada de negro en una mayor o menor extensión; a veces esta mancha casi la cubre totalmente dejando ver dos puntos negros en su margen basal. Puede producirse una reducción de la misma, mostrando entre los dos puntos dos rayas negras y finalmente esa reducción ser aún mucho mayor apareciendo cuatro puntos en el margen basal. En el pronoto los surcos oblicuos de su disco pueden mostrarse manchados de negro en un mayor o menor grado; en la parte media de éste dos rayas paralelas de color negro las cuales se amplian al llegar al borde anterior del pronoto, pueden presentarse incompletas, mostrando solamente sus ampliaciones anteriores y de sus extremos posteriores solo dos puntos. Aún la reducción puede ser mayor quedando solo en evidencia los dos puntos posteriores.

El mesonoto en su máxima expresión puede presentar dos manchas cónicas centrales, negras, otra de igual forma y color a cada lado de las mismas, una mancha negra detrás de las cónicas centrales y dos puntos negros delante de las ramas anteriores del escutelo. Las laterales pueden desdibujarse hasta casi desaparecer, al igual que la mancha detrás de las cónicas centrales, las cuatro manchas cónicas pueden aparecer poco definidas y finalmente todo el mesonoto presentar una coloración pardo oscuro o negro que no permite definir con claridad las manchas cónicas o las restantes máculas. En el abdomen los tergitos en su parte dorsal y lateral se muestran manchados, especialmente los basales. Esta mancha dorsal de los tergitos puede ir disminuyendo hasta desaparecer totalmente. Los esternitos pueden también mostrarse irregularmente manchados o no presentar manchas. En algunos casos el uromero basal esta oscurecido.

Dentro de esta amplia gama de variaciones en cuanto a tamaño, maculación de las tégminas y distribución de manchas en la cabeza, pronoto, mesonoto y abdomen, tienen perfecta ubicación tanto *Proarna capistrata* Distant como *Proarna montevidensis* Berg, pero siempre como variaciones dentro de una misma especie. El estudio de los genitales del macho en ambas especies confirma definitivamente la igualdad de las mismas y por lo tanto *Proarna capistrata* Distant, 1885 pasa a la sinonimia de *Proarna montevidensis* Berg 1882.

II.

Respecto a la otra especie de Berg *Proarna uruguayensis*, he tenido la suerte de poder estudiar el tipo siempre por una gentileza del Doctor Kéler de Alemania. Se trata de una especie muy próxima a *P. montevidensis* Berg, que guarda a primera vista un cierto

parecido con esta última en cuanto a coloración general del cuerpo, el presentar las alas maculadas, etc.

Sin embargo veremos que existen caracteres que nos llevan a una rápida diferenciación e identificación. Tenemos así que tanto el largo del cuerpo como su ancho es mucho menor que en *P. montevidensis*. El cuerpo esta recubierto de una corta pubescencia en *P. uruguayensis* la que no se hace presente en la otra especie. El postclípeo en su faz ventral se muestra oscurecido en general, en cambio en *P. montevidensis* se aprecia una neta raya claro oscuro en su surco longitudinal. El pronoto muestra cicatrizaciones en esta última especie, las que estan ausentes en *P. uruguayensis*. Próximo al borde lateral del pronoto se puede apreciar en *P. uruguayensis* una raya castaño oscuro que corre todo a su largo, la que no se pone de manifiesto en *P. montevidensis*. La distancia postclípeo + vértex a la altura de los ocelos es igual al largo del pronoto en *P. uruguayensis*, en cambio en *P. montevidensis* solo alcanza al surco posterior del mismo. La nervadura ambiente en *P. uruguayensis* presenta maculaciones en forma lineal, en cambio en la otra especie en cuestión son puntiformes. En cuanto al plan de nerviación de las tégminas hay diferencias entre ambas especies, y si bién en la tégmina derecha del tipo de *P. uruguayensis* la 1ª nervadura transversal es levemente oblicua con respecto a sus correspondientes longitudinales, la de la izquierda es perfectamente normal con respecto a las mismas. En lo referente a relación entre largo y ancho de las tégminas, observamos que en *P. uruguayensis* el largo de las mismas es levemente mas de tres veces su ancho máximo, en cambio en *P. montevidensis* no alcanza a tres veces. En cuanto a los opérculos puede observarse como en la primera especie citada su posición es oblicua, en cambio en esta última son netamente transversales. El urosternito VII en el macho de *P. uruguayensis* presenta su borde posterior ovaliforme, en *P. montevidensis* muestra una leve escotadura en su parte media. En relación con el tamaño del cuerpo y en especial con el abdómen, el hipandrio o placa subgenital del macho en *P. uruguayensis* es mas largo que en *P. montevidensis*. Finalmente puede apreciarse las diferencias con respecto a los genitales en el macho de una y otra especie. Las mismas estan dadas por las características que posee el proceso distal del *phallosoma*. En *P. uruguayensis* este proceso muestra una cresta dentiforme mediana y en el borde próximo al límite con la terminación del tubo losómico una formación espiniforme; *P. montevidensis* no muestra ninguna de las características señaladas, pero sí lateralmente una fuerte espina o púa.

En cuanto a las citas de lugar de recolección y colector, cabe indicar para esta especie las mismas observaciones que se han hecho para *P. montevidensis*. Finalmente llegamos a la conclusión de que tanto *P. uruguayensis* Berg como *P. montevidensis* Berg son dos especies válidas y que *P. capistrata* Distant deberá ser incluída en la sinonimia de esta última.

DIE ARTENKREISE DER GATTUNG SACCHIPHANTES (ADELGIDAE, APHIDOIDEA)

AUGUST WILHELM STEFFAN

Hydrobiologische Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft, Fulda Station Schlitz in Hessen, Deutschland

Die Gattung *Sacchiphantes* Curtis 1944 besteht — soweit wir heute wissen — aus fünf Arten. Diese Arten wurden (Steffan 1961) in drei Artenkreise eingeteilt. Als Stammform von jedem Artenkreise kommt nur eine Art in Frage, die noch die den *Adelgidae*-Grund-

typus kennzeichnenden Merkmale Holozyklie, Heterözie und Heterogonie aufweist. Diese „ursprünglichen“ Arten besitzen einen pentazyklischen Generationswechsel und einen Wirtswechsel zwischen Nadelbäumen der Pinaceae-Gattungen *Picea* A. Dietrich als Hauptwirt und *Larix* Miller als Nebenwirt. Sie sind also in ihrer Verbreitung streng an das geographisch und ökologisch gemeinsame Vorkommen von Arten ihrer beiden Wirtspflanzen-Gattungen gebunden. Jede holozyklische Artenkreis-Stammart besitzt einen Wirtswechsel zwischen je einer anderen *Picea*- und je einer anderen *Larix*-Art; jeder *Sacchiphantes*-Holozyklus ist also an das Auftreten je einer bestimmten *Larix*- und einer bestimmten *Picea*-Art gebunden. Da sich die einzelnen *Picea*- und die einzelnen *Larix*-Arten chorologisch ausschließen, kommen niemals zwei holozyklische *Sacchiphantes*-Arten in einem bestimmten Gebiet gemeinsam vor. Bedingt durch diese Wirtsbindung kommt eine augenfällige geographische Vikarianz der Holozyklen und damit der einzelnen Artenkreise der Gattung *Sacchiphantes* zustande.

Die drei Artenkreise treten in drei völlig voneinander getrennten Gebieten auf (Fig. 1). In Europa ist der *Sacchiphantes viridis*-Artenkreis (benannt nach der holozyklischen Stammform) heimisch, in Nordamerika der *Sacchiphantes laricifoliae*- und in Ostasien der *Sacchiphantes karafutonis*-Artenkreis. Als äußerst auffällig ist die Tatsache zu werten, daß diese drei Verbreitungsgebiete mit je einem der drei Urkratone der Nordhemisphäre (Laurentischer Schild, Baltofennoskandischer Schild und Angara-Land) und mit der Dreiteilung der Holarktis während der Tertiärzeit in Nordamerika, Europa und Ostasien übereinstimmen. Will man hieraus auf die Herkunft und Entwicklungsgeschichte der Artenkreise schließen, so ist vor allem zu berücksichtigen, daß diese eng mit der Paläobiogeographie der beiden Wirtspflanzen-Gattungen *Picea* und *Larix* und deren fossilen Vorfahren verbunden sein muß. Wenn wir uns also mit der Phylogenie dieser Tiere beschäftigen wollen, von denen m. W. keine fossilen Vertreter bekannt sind, so müssen wir uns mit der Entwicklungsgeschichte ihrer Wirtspflanzen vertraut machen und durch diese synökologische und synphylogenetische Betrachtungsweise ihre Stammesgeschichte zu ergründen suchen.

Die Nadelholz-Gattungen *Picea* und *Larix* gehören dem arktotertiären Florenelement an. Diese Lebensgemeinschaft besiedelte in der Kreide- und zu Beginn der Tertiärzeit, im Eozän, eine in sich geschlossene zirkumpolare Zone, die aus den eng miteinander verbundenen nördlichen Regionen des eurasiatisch-nordamerikanischen Großkontinents der Holarktis bestand. Durch die im Oligozän und Miozän einsetzende Klimaverschlechterung auf der Nordhalbkugel verlagerte sich die Zone gemäßigten Klimas von der Zirkumpolar- gegen die heutigen mittleren Breiten von Nordamerika, Europa und Asien. Mit dieser Klimaverschiebung wurde auch die arktotertiäre Lebensgemeinschaft nach Süden abgedrängt. Hier stand ihr ein weiteres Ausbreitungsgebiet zur Verfügung, das ihr durch seine geographische und orographische Mannigfaltigkeit Möglichkeiten zur Selektion neuer Mutanten und damit zur Weiterentwicklung bot. Europa und Asien wurden schon vor der Südwärtsverlagerung der arktotertiären Lebensgemeinschaft durch die Turgai-Straße voneinander getrennt, einer marin-epikontinentalen Transgression, die vom Eismeer bis zur Kaspischen Senke und zeitweise bis zur Thetys reichte. Im Laufe des Neogen trennten sich Nordamerika und Europa voneinander durch die Entstehung des Nordatlantik zwischen Skandinavien-Schottland und Grönland-Kanada. Die Verbindung zwischen Amerika und Asien zerriß erst im Pliozän mit der Bildung der Behring-Straße. Mit dem Eindringen der ursprünglich einheitlichen arktotertiären Flora und Fauna in dieses dreigeteilte neue Wohngebiet bzw. dessen Aufgliederung nach erfolgtem Floren- und Faunenwechsel, beginnt eine Aufspaltung der Stammformen und eine Auseinanderentwicklung der Teilpopulationen: In den disjunkten Verbreitungsgebieten entstehen vikariierende Arten.



Fig. 1. Die Verbreitungszentren der Artenkreise der Gattung *Sacchiphantes*, Curtis 1844.
 in Nordamerika: *Sacchiphantes laricifoliae*-Artenkreis; in Europa: *Sacchiphantes viridis*-Artenkreis;
 in Ostasien: *Sacchiphantes karafutonis*-Artenkreis.

Diese hier vertretene Ansicht deckt sich vollständig mit den Untersuchungsergebnissen verschiedener Paläobotaniker (Gothan 1954, Irmscher 1922, Steffen 1937, Studt 1926, Sukatschew 1925), die beispielsweise behaupten (Sukatschew 1925), daß die Entstehung der hypothetischen Ausgangsform der Gattung *Larix* vor das Miozän zu stellen sei.

Es kann somit angenommen werden, daß die Wirtspflanzen der rezenten *Sacchiphantes*-Arten noch vor ihrer Südexpansion je einer arktotertiären Urform angehörten. Und in der gleichen Weise kann als wahrscheinlich gelten, daß die heute streng auf einen der drei nördlichen Erdteile beschränkten *Sacchiphantes*-Artenkreise erst zu Beginn der Tertiärzeit mit der Südexpansion ihrer Wirtspflanzen und deren nachfolgender disjunktiver Verbreitung und Auseinanderentwicklung aus einer gemeinsamen arktotertiären Urform hervorgegangen sind.

Der auf Nordamerika beschränkte Artenkreis (Fig. 2) besteht lediglich aus der holozyklischen Art *Sacchiphantes laricifoliae* (Fitch 1856). Diese besitzt mit ihren fünf Generationen (Fundatrix, Alata migrans, Hiemosistens, Sexupara, Sexuales) einen Wirtswechsel zwischen *Picea glauca* (Moench.) Voss. [= *Picea alba* Link] und *Larix laricina* K. Koch. Nach Schilder (1952) kann man diesen Artenkreis, falls nicht doch noch aus dieser holozyklischen Stammform hervorgegangene anholozyklische Arten entdeckt werden sollten, als singuliform bezeichnen.

Im Vergleich hierzu ist der in Europa auftretende Artenkreis pluriform. Als Ausgangspunkt für diesen ist die holozyklische Art *Sacchiphantes viridis* (Ratzeburg 1843) anzusehen, die einen Wirtswechsel besitzt zwischen *Picea abies* (L.) Karst. und *Larix decidua* Miller. Erwähnenswert sind bei dieser Art noch die erst kürzlich von Schremmer (1958) entdeckten Progrediens-Generationen auf dem Nebenwirt. Außer dieser Hauptart, die allein auf das Gebiet des gemeinsamen Vorkommens von *Picea abies* und *Larix decidua* beschränkt ist, tritt im gesamten *Picea abies*-Verbreitungsgebiet die fundatrigen-anholozyklische Art *Sacchiphantes abietis* (Linnäus 1758) auf. Sie besteht nur aus den beiden

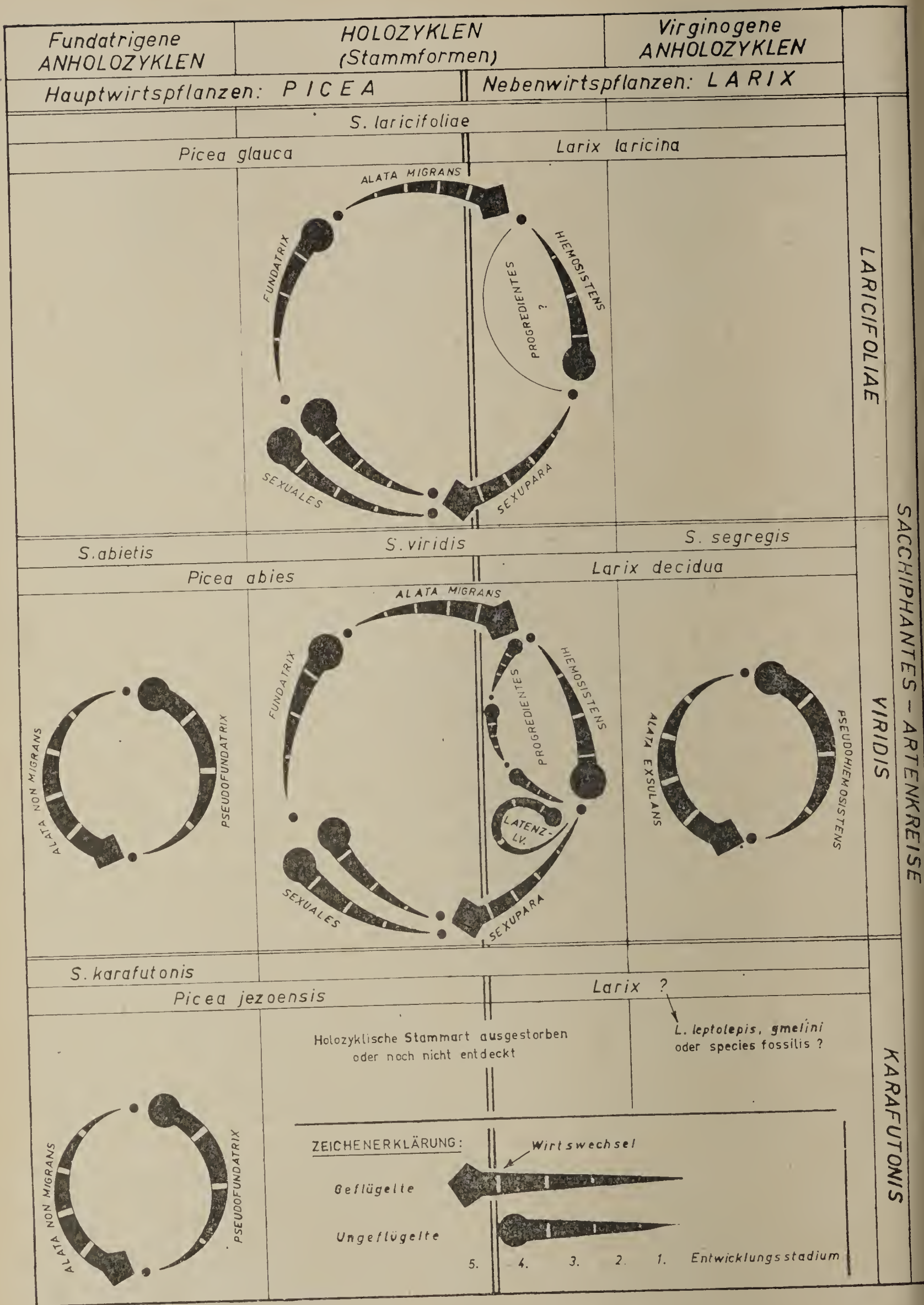


Fig. 2. Die Artenkreise der Gattung *Sacchiphantes*, Curtis 1844. Generations- und Wirtswechsel-Schemata der einzelnen Arten.

Generationen Pseudofundatrix und Alata non migrans, die den Generationen Fundatrix und Alata migrans der holozyklischen Stammform entsprechen. Früher wurde vielfach angenommen, daß *abietis* nur ein Nebenzyklus von *viridis* ist (Schneider-Orelli 1938), der immer wieder von Zeit zu Zeit in den Hauptzyklus einmündet. Durch eingehende Zuchtversuche, morphologisch-variationsstatistische und experimental-ökologische Untersuchungen konnte ich nachweisen (Steffan 1961), daß dies nicht der Fall ist. *Sacchiphantes abietis* (Linnaeus 1758) ist eine selbständige Art ohne genetische Austauschmöglichkeit mit ihrer Stammform, aus der sie sehr wahrscheinlich durch geographisch-ökologische Isolation in pleistozänen Glazialrefugien hervorgegangen ist.

Als zweite anholozyklische Art des europäischen *Sacchiphantes viridis*-Artenkreises konnte ich *Sacchiphantes segregis* Steffan 1961 nachweisen. Diese virginogene Art mit ihren beiden Generationen Alata exsulans und Pseudohiemosistens hat ihr ursprüngliches Verbreitungsgebiet in den *Larix decidua*-Wäldern der Alpen oberhalb der ökologischen Verbreitungsgrenze von *Picea abies*. Über ihre Entstehungsgeschichte wird an anderer Stelle ausführlich berichtet (Steffan 1961).

Der ostasiatische *Sacchiphantes*-Artenkreis besteht nur aus der fundatrigen-anholozyklischen Art *Sacchiphantes karafutonis* (Kono & Inouye 1938), die auf *Picea jezoensis* (Sieb. & Zucc.) lebt. Die holozyklische Stammform, denn aus einer solchen muß der Anholozyklus ja entstanden sein, ist entweder noch nicht entdeckt worden oder aber ausgestorben. Sie könnte einen Wirtswechsel haben zu einer der in Ostasien heimischen *Larix*-Arten *leptolepis* Gord. oder *gmelini* (Rupr.) Litvin. Es ist jedoch nicht unwahrscheinlich, daß die Stammform zu einer heute ausgestorbenen *Larix*-Art migrierte, die vielleicht durch Glazialeinwirkung vernichtet wurde, wodurch der Holozyklus ebenfalls dem Untergang geweiht war.

Weshalb andere Artenkombinationen aus den Gattungen *Picea* und *Larix* — so B. *Picea engelmanni* (Parry) Engelm. + *Larix occidentalis* Nutt. im westlichen Nordamerika, oder die Fichten- und Lärchenarten Chinas und Zentralasiens — nicht ebenfalls ihre eigenen *Sacchiphantes*-Artenkreise aufweisen, ist wohl nicht ohne weiteres zu klären. Es ist jedoch nicht unmöglich, daß durch intensivere Untersuchungen in diesen Gebieten noch andere *Sacchiphantes*-Arten entdeckt werden. Es sei allerdings auch darauf hingewiesen, daß bei der *Adelgidae*-Gattung *Adelges* Vallot 1836, deren Arten ebenfalls zwischen *Picea*- und *Larix*-Arten migrieren, genau dieselben Verhältnisse herrschen: Es bestehen die gleichen Artenkreise mit genau denselben *Picea-Larix*-Artenkombinationen. Hinzu kommt nur noch in Sibirien ein weiterer *Adelges*-Artenkreis — *Adelges tardoides* Chlodkovsky 1911 — auf *Picea obovata* Ledeb. und *Larix sibirica* Ledeb.

Die einzelnen Species oder Kleinarten einer der behandelten Superspecies oder Artenkreise besitzen ursprünglich (in nichtdurchforsteten Wäldern) getrennte Lebensräume. Die dikariierende chorologische Verbreitung der einzelnen Formen ist jedoch weniger geographisch bedingt, sondern resultiert aus ökologisch-eidonomischen Ansprüchen ihrer an bestimmte Wirtspflanzen gebundenen Generationen. Die ausgeprägte ökologisch-biologische Diskrepanz der einzelnen Arten eines Artenkreises läßt eine Vermischung bzw. ein Ineinanderfließen der verschiedenen Generationszyklen nicht zu. Ihr Nebeneinanderauftreten ohne genetische Austauschmöglichkeit zeichnet sie als „gute Arten“ aus. Da zwischen diesen Arten innerhalb der einzelnen geographisch weit voneinander getrennten und morphologisch abweichenden Artengruppen jedoch eine enge phylogenetische Zusammengehörigkeit besteht, schlage ich vor, dieselbe auch taxonomisch (und nomenklatorisch) zum Ausdruck kommen zu lassen durch Zusammenfassung dieser nahverwandten Arten zu Artenkreisen (sensu Kleinschmidt 1926, Rensch 1929, Schilder 1952). Auch bei den nah miteinander verwandten Arten der übrigen *Adelgidae*-Genera müßte eine solche Zusammenfassung und Kennzeichnung als Artenkreise möglich und vorteilhaft sein. Ob diese Methoden auch

für die Gruppierung der übrigen Blattläuse, der *Adelgina vivipara*, Gültigkeit erlangen werden, muß noch näher geprüft werden. Die Untersuchungen Mordwilkos (1935) deuten darauf hin, daß dies durchaus möglich sein kann.

Er wies beispielsweise nach, daß bei den Pistazienblattläusen (Gattung *Forda* von Heyden 1837) anholozyklische Arten, die monözisch an Gramineen-Wurzeln leben, nah verwandt sind mit bestimmten holozyklischen Arten, die einen Wirtswechsel besitzen zwischen Pistazien und Gramineen. Aus diesen letzteren, heute nur noch in Südeuropa lebenden Stammarten, sind nach Mordwilko durch eiszeitliche Verdrängung der Hauptwirtspflanzen aus bestimmten Gebieten die anholozyklischen Folgearten hervorgegangen. Solche phylogenetischen Beziehungen zwischen den Arten einer Gattung könnten auch bei den *Aphidina vivipara* zur Kennzeichnung dieser Komplexe und zur Gegenüberstellung mit anderen durch Zusammenfassung der beteiligten Arten zu Artenkreisen hervorgehoben werden.

Ein offensichtlicher Unterschied zwischen den hier bei den *Adelgidae* beschriebenen Artenkreisen und den bisher von anderen Tiergruppen bekannten besteht darin, daß sich die *Adelgidae*-Artenkreise einer Gattung geographisch gegenseitig ausschließen, während sonst eine geographische Überlagerung der Artenkreise einer Gattung möglich ist. Dem vikariierenden oder allopatrischen Auftreten der *Sacchiphantes*-Artenkreise möge als Beispiel das gemeinsame oder sympatrische Vorkommen der Meisen-Artenkreise *Parus major*, *Parus palustris*, *Parus atricapillus* gegenübergestellt sein. Während die einzelnen Arten (bzw. Rassen) dieser Vogel-Formenkreise in den Grenzgebieten ihrer Verbreitung miteinander fortpflanzungsfähig sind, besteht eine unüberwindliche Kreuzungsbarriere zwischen den holozyklisch-heterogenetischen und den anholozyklisch-parthenogenetischen Arten der *Adelgidae*-Artenkreise. Es wird daher als notwendig erachtet, im Gegensatz beispielsweise zur Vogelsystematik, bei der die einzelnen Komponenten eines Formenkreises in der Regel trinär benannt und als Subspecies gewertet werden, bei der Blattlaus-Systematik die binäre Benennung, wie sie Börner (1952) auch für diese „Kleinarten“ angewendet, beizubehalten. Die einzelnen Glieder eines *Adelgidae*-Artenkreises sind ursprünglich genau so wie die der Formenkreise anderer Tiergruppen allopatrisch, entweder in chorologisch-geographischer oder in biosoziologisch-ökologischer Hinsicht (Steffan 1961). Durch die Kulturmaßnahmen der Forstwirtschaft können sie jedoch verschleppt und in Gebiete, in denen eine andere Art desselben Artenkreises heimisch ist, eingebürgert werden, ohne daß es zu einem genetischen Austausch kommt.

Am Beispiel der Artenkreise der Gattung *Sacchiphantes* Curtis 1844 konnte gezeigt werden, wie die Entwicklung holozyklischer Arten aus einer gemeinsamen Urform durch die Disjunktion des ursprünglich einheitlichen Verbreitungsgebietes ihrer Wirtspflanzen zu deren Aufspaltung und zur morphologisch-ökologischen Differenzierung der vikariierenden Superspecies führte und wie nachfolgend eine weitere Spezialisierung und Spezifikation in anholozyklische Kleinarten stattfindet. Es wird für eine Zusammenfassung solcher offensichtlich phylogenetisch nächstverwandter Arten zu Artenkreisen plädiert. Ein Vergleich der besprochenen *Sacchiphantes*-Artenkreise mit den Artbeziehungen in anderen Blattlaus-Gattungen und mit den Formenkreisen anderer Tiergruppen zeigt, daß diese hier vorgeschlagene Methode wohl auch bei anderen Blattlausfamilien anwendbar ist und für die gesamte Blattlaus-Systematik von Vorteil wäre.

LITERATUR

- ANNAND, P. N. (1928): A Contribution toward a Monograph of the Adelginae (Phylloxeridae) of North America. — Stanford Univ. Publ., Biol. Sc. 6 (1): 1—146. — BÖRNER, C. (1908): Eine monographische Studie über die Chermiden. — Arb. Kais. Biol. Anst. 6: 81—320. — BÖRNER, C. (1952): Europae centralis Aphides, I u. II. — Mitt. thür. bot. Ges., Beiheft (2 Lieferungen), Weimar. — BÖRNER, C. u. HEINZE, K. (1957): Aphidina — Aphidoidea.

Sorauer, Handbuch der Pflanzenkrankheiten 5: 1—402; 5. Aufl. — CHOLODKOVSKY, N. (1908): Zur Frage über die biologischen Arten. — Biol. Zentralbl. 28: 769—782. — EICHHORN, O. (1957): Eine neue Tannenlaus der Gattung *Dreyfusia* (*Dreyfusia merkeri* nov. spec.). — Z. angew. Zool. 44 (3): 303—348. — EICHHORN, O. (1958): Morphologische und papierchromatographische Untersuchungen zur Artentrennung in der Gattung *Dreyfusia* C. B. (Adelgidae). — Z. angew. Ent. 42: 278—283. — GOTHAN, W. u. WEYLAND, H. (1954): Lehrbuch der Paläobotanik. — Berlin. — HENNIG, W. (1957): Systematik und Phylogenese. — Ber. Hundertjahr. Dtsch. Ent. Ges. Berlin 1956: 50—71. — INOUE, M. (1945): Monographische Studie über die japanischen Koniferen-Gallenläuse (Adelgidae). — Hokkaido For. Exp. Stat. Bull. 15: 1—91. — IRMSCHER, E. (1922): Pflanzenverbreitung und Entwicklung der Kontinente. — Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg 5. — KLEINSCHMIDT, O. (1926): Die Formenkreislehre. — Halle. — MERKER, E. u. EICHHORN, O. (1956): Die Formenkreise der gefährlichen Tannenläuse Gattung *Dreyfusia* (Adelges). — Die Naturwiss. 43: 453—454. — MORDWILKO, A. (1953): Die Blattläuse mit unvollständigem Generationszyklus und ihre Entstehung. — Ergebn. Fortschr. Zool. 8: 36—328. — RENSCH, B. (1929): Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung. Berlin. — SCHILDER, F. A. (1952): Einführung in die Biotaxonomie. (Formenkreislehre), Jena. — SCHNEIDER-ORELLI, O. u. SCHNEIDER, F. (1959): Weitere Untersuchungen über *Dreyfusia*-Befall im Nordwesthimalaya (Homopt. Adelgidae). — Mitt. schweiz. Ent. Ges. 32 (2/3): 258—270. — SCHNEIDER-ORELLI, O., ROOS, K. u. WIESMANN, R. (1938): Untersuchungen über die Generationsverhältnisse der Fichtengallenlaus *Sacchiphantes* (*Chermes*) *abietis* L. — Vierteljahresschr. naturf. Ges. Zürich 83: 29—107. — SCHREMMER, F. (1958): Neue Beobachtungen über den Generations- und Wirtswechsel lärchenbewohnender Aphiden (Adelgidae). — Verh. dtsch. Zool. Ges. Graz 1957: 255—259. — SCHREMMER, F. (1959): Beobachtungen und Untersuchungen über die Insektenfauna der Lärche (*Larix decidua*) im östlichen Randgebiet ihrer natürlichen Verbreitung, mit besonderer Berücksichtigung einer Großstadtlärche. I und II. — Z. angew. Ent. 45 (1): 1—48 (2): 113—153. — STEFFAN, A. W. (1961): Die Stammes- und Siedlungsgeschichte des Artenkreises *Sacchiphantes viridis* (RATZEBURG 1843), (Adelgidae, Aphidoidea). — Zoologica 109 (im Druck). — STEFFEN, H. (1957): Gedanken zur Entwicklungsgeschichte der arktischen Flora. — Beih. Bot. Centralbl. 56 (B): 409—447. — STUDDT (1926): Die heutige Verbreitung der Coniferen und die Geschichte ihrer Arealgestaltung. — Mitt. Inst. Allg. Bot. Hamburg 6 (2). — SUKATSCHEW, W. N. (1924): Zur Entwicklungsgeschichte von *Larix*. — Lesnoje djelo (Waldwirtschaft) Leningrad. Ref.: RUOFF, S. — Bot. Centralbl. N. F. 5: 297.

SOME DATA ON THE GENERIC CLASSIFICATION OF COCCOIDEA OF THE FAMILY ASTEROLECANIIDAE (HOMOPTERA, COCCOIDEA)

N. S. BORCHSENIUS

Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR, Leningrad

We subdivide the family *Asterolecaniidae* into two subfamilies: *Cerococcinae* and *Asterolecaniinae*. We (Borchsenius, 1959) have distinguished the genus *Lecaniodiaspis* arg. with some allied genera as an independent family *Lecaniodiaspididae*.

While studying the structure of ovisacs of females, anal ring and the character of distribution of pores over the body, we consider the representatives of the subfamily *Cerococcinae* to be more primitive than those of *Asterolecaniinae*.

Cerococcinae in morphological relation is not an integral group. Two groups of genera are fairly distinguished in this subfamily. Females of one group have preserved a more primitive structure of the posterior end of the abdomen with a complex anal operture and well developed anal lobes which we call the tribe *Cerococcini*. Females of another

group are characterized by more specialized posterior end of the abdomen with a reduced anal ring and anal lobes which we attribute to the tribe *Polliniini*.

The structure of the pores and their distribution over the body are assumed as a basis of *Cerococcini* generic classification. We believe that just these features reflect best of all the processes of *Coccoidea* adaptation to the environment and the specialization of *Coccoidea* females. Therefore, in many cases the structure and distribution of the pores over the body can be easily used for building of a natural system, correct differentiation of genera and species of these insects.

Within the tribe *Cerococcini* three allied groups are observed. *Cerococcus* Comst. and *Cercococcus* Scott form one group of genera; *Antecerococcus* Green and *Amelococcus* March. are supposed to refer to the same group. The genera *Phenacobryum* Ckll. and *Coricoccus* Mahdihassan represent probably the second group, the genera *Solenococcus* Ckll. and *Asterococcus* Borchs.—the third one.

The genera *Olliffia* Fuller and *Mycetococcus* Ferris we have not studied, are supposed to belong to *Cerococcini*.

Species characterized by small 8-shaped pores of approximately equal dimensions, evenly distributed over the dorsal surface of a body, belong to *Cerococcus* Comst. These species are as follows: *Cerococcus quercus* Comst. (type of a genus), *C. koebelei* (Ckll.), *C. coloradensis* (Ckll.) distributed in North America.

Species females of which possess 8-shaped pores of two distinct dimensions (in the limits of each species the size of pores somewhat varies) refer to the genus *Cercococcus* Scott; 8-shaped pores are scattered in confusion over the dorsal surface of a body or form any drawing; insects belonging to this genus are distributed in the Mediterranean subregion of Palearctic.

To the genus *Phenacobryum* Ckll. there are referred the species, the females of which as well as females of the genus *Cercococcus* Scott have 8-shaped pores of two distinct dimensions, however multilocular pores absent in them or quite few in number and do not form transversal stripes or rows on the ventral abdominal surface. These species are distributed in Indo-Malaya and Australian regions.

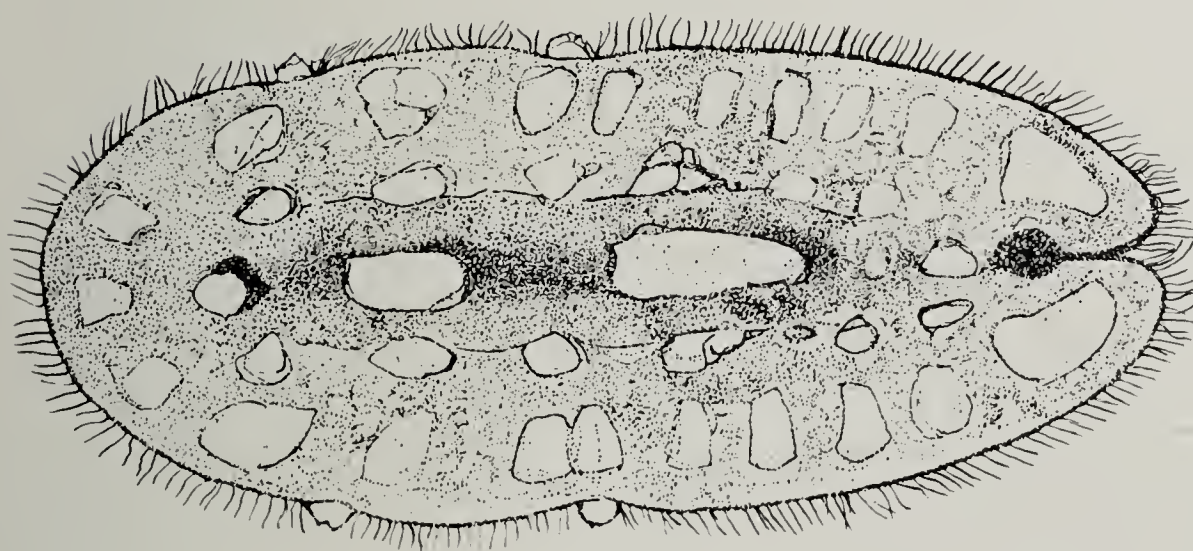
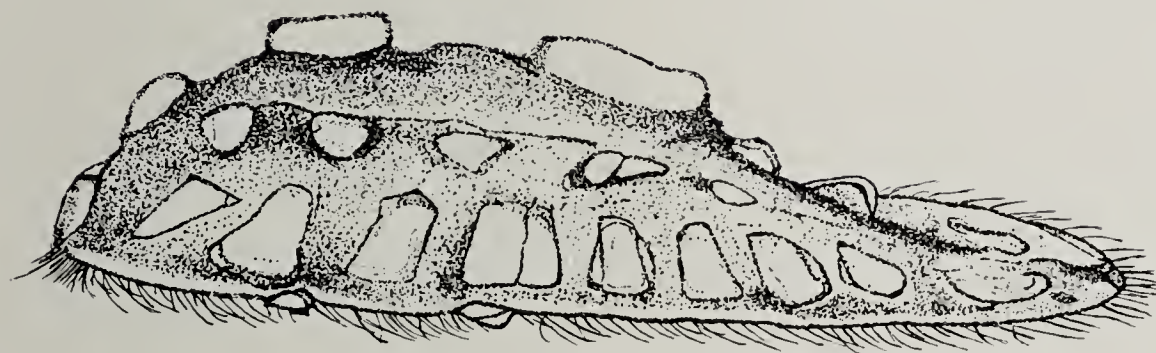
At last species with 8-shaped pores of the same dimensions, grouped in a pronounced strips along the margin of a body, belong to the genus *Asterococcus* Borchs. Representatives of this genus are known in Indo-Malaya region and Palearctic subregion of Palearctic.

The structure of pores and the way of their distribution over the surface of a female body have an effect on the outward appearance of ovisacs and representatives of each genus have their own definite features.

Owing to polymorphism of females and the larvae of *Asterolecaniinae* other morphological peculiarities, the structure of the posterior end of a female's abdomen in particular can be successfully used at the generic classification of the representatives of this subfamily. Within the limits of the subfamily in the structure of an anal ring and anal lobes there are observed features peculiar to females of the more primitive subfamily *Cerococcinae* and a series of transitional forms resulting in species highly specialized morphologically and biologically, *Neoasterodiaspis* Borchs. in particular.

In more primitive *Asterolecaniinae* small anal lobes with a anal lobes setae, broad anal ring with pores and rather big setae situated in an anal tube are well developed. The deeper the specialization of species the smaller anal lobes, the narrower the anal ring, the less number of pores in the composition of a ring and shorter the setae. In more specialized forms anal lobes are absent, anal lobes setae is short and very often displaced on the ventral surface of the body. The anal ring is very small and narrow with t

ZBIGNIEW KAWECKI: A Revision of the Species of the Genus *Lecanium* Burm.



very short setae; in some species the anal ring is nearly imperceptible, without setae displaced on the ventral surface of the body; as part of the specialization all the sclerotized anal appendages and the anal tube disappear.

8-shaped pores and disk pores grouped in marginal rows or stripes as well as big 8-shaped pores of the dorsal surface of the body and well developed stigmatic bands are characteristic of more primitive representatives of the subfamily. At the process of specialization the number of 8-shaped pores on the dorsal surface of the body decreases, the number of marginal pores decreases till the complete disappearance.

In more primitive forms 8-shaped pores are divided into two parts. In specialized forms the both parts are fused acquiring the common, continuous small rim and in some species a marginal sclerotized process.

In the USSR and contiguous countries 4 groups of the genera of the *Asterolecaniinae* are observed. The more primitive are as follows: *Bambusaspis* Ckll., *Planchonia* Sign., *Rusellaspis* Boden., *Asterolecanium* Targ. and *Hyalococcus* Borchs.

The genera *Trachycoccus* Borchs. and *Hsuia* Ferris form the second and third groups.

Palmaspis Boden., *Asterodiaspis* Sign. and *Neoasterodiaspis* Borchs. represent the forth, the most specialized group.

REFERENCES

BORCHSENIUS, N. S. 1959. Revue d'Entomologie de l'URSS, XXXVIII, No 4: 840—846.

A REVISION OF THE SPECIES OF THE GENUS *LECANIUM* BURM. OCCURING IN POLAND AND THE DESCRIPTION OF *LECANIUM* SLAVUM SP. N.

(See plate I)

ZBIGNIEW KAWECKI

The representants of the genus *Lecanium* Burm. are very interesting as their morphology and biology are not yet entirely known to us and as numerous species noxious to orchards and to forest trees are found in this genus.

Till now the following species were shown in Poland:

Lecanium corni Bouché, Marchal (♀ nec ♂). This species occurs in the whole country and in particular its appearance in masses has been noted in southern Poland. The morphology and biology of this species have been precisely treated and its correct scientific name has been established (Kawecki 1958 a). Six species of Chalcids were found in it (Żak-Ogaza, i. l.).

Lecanium coryli (L.) sensu Marchal nec Šulc. This species is also spread widely, but is not so important as a noxious insect. It has been also precisely treated, its correct specific name having been established (Kawecki 1958 b). Seven species of Chalcids were noted in it (Żak-Ogaza, i. l.).

Lecanium bituberculatum Targ. This species is common enough in Poland; it occurs on hawthorns, apple-trees and pear-trees (Kawecki 1935), recently it occurs more frequently in several regions of our country (districts Grójec and Nowy Sącz). Two species of Chalcids were found in it (Żak-Ogaza i. l.).

Lecanium sericeum Ldgr. It is a monophagous species occurring only on spruce. It is spread in the whole Carpathian chain, it occurs also in Góry Świętokrzyskie (Holy Cross Mts.) and in Sudetes (Kawecki 1956); it is attacked by the Chalcid *Microterys sylvius* (Dalm.) sometimes to such a degree that its stations vanish completely.

Lecanium graniforme Wünn. This parthenogenetic species relatively very little known was shown in Poland in nine stations in Carpathian Mountains and in Góry Świętokrzyskie. It occurs only on spruce (Kawecki 1957). It is attacked by *Blastothrix sericea* (Dalm.) as Żak-Ogaza (i. l.) has stated.

Lecanium pomeranicum Kawecki (1954). Till now it was known as occurring exclusively on yew-trees (*Taxus baccata* L., *Taxus cuspidata* Sieb. et Zucc.) in a few stations. It is noted under incorrect names which ought to be regarded as synonyms (*Eulecanium taxi* Habib and *Eulecanium crudum* Green s. Schmutterer). Two species of Chalcids were found occurring in this species (Żak-Ogaza 1957).

Lecanium fletcheri Ckll. This parthenogenetic species occurs commonly enough on arbor-vitae in Poland. Richard (1958) identifies the form occurring in America with *Lecanium cerasifex* Fitch. The more precise researches are still needed, according to the author. Żak-Ogaza (i. l.) has noted three species of parasitic Hymenoptera in it.

Lecanium ciliatum Dougl. In Poland this species occurs frequently enough on oaks, but the author knows it also as appearing on alder-trees. It is usually very greatly paratized and Żak-Ogaza (i. l.) has shown two species of Chalcids in it.

Lecanium rufulum Ckll. In Poland it is known in several stations in the provinces of Kraków, Kielce and Rzeszów and also in Sudetes. Only the females appear. Till now one species of Chalcid was found in it (Żak-Ogaza i. l.).

Lecanium douglasi Šulc (syn *L. zebrinum* Green). Till now it was not noted in Poland. The author has found it in two stations in the province of Kielce. It is a bisexual species. In one station it occurs on *Salix* sp., in the other—on currants and gooseberries cultivated in an orchard, where since several years it occurs in masses; this appearance proves that in favorable conditions this species can be also noxious to cultures. Żak-Ogaza (i. l.) has noted three species of parasitic Hymenoptera in it.

Lecanium franconicum Ldgr. Under this name two species at least are noted in literature: one of these is parthenogenetic and occurs mainly on heather but also on *Vaccinium myrtillus*. It is identical with *L. rubellum* (= *L. franconicum* Lindinger 1912 described by Lindinger in 1907; this species was found in Poland in two stations in the neighbourhood of Kraków. The other species is bisexual, noted on whortleberry (*Vaccinium* sp.) and on heather (*Calluna vulgaris*) (?)—it is *Lecanium franconicum* sensu Šulc (1932) (partim). For this species I propose the name *Lecanium slavum* sp. n. and I describe it below, enclosing also a table which makes possible the discrimination between these two species. Żak-Ogaza has found in Poland two species of Chalcids in *L. franconicum* Ldgr. and three species in *L. slavum* sp. n.

Lecanium franconicum Ldgr.

Lecanium slavum sp. n.

Synonyms:

L. rubellum Ldgr. (1907)

L. franconicum Šulc (partim)

L. franconicum Kawecki 1938

L. franconicum Borchsenius 1957 (partim?)

Males:

do not occur

with pseudohalterae

Scales of the males:

length: 2,8 mm width: 0,8 mm, fields not marked, numerous regularly disposed convexities (see the design)

Females:

strongly convex, resembling that of *L. fletcheri* Ckll. (= *arion* Ldgr.); length: 2,2—3,8 mm; width = height = 2,0—2,8 mm; the colour of living females: light red (rosy amber) with a darker band on the dorsal side; the colour of dead females: dark brown

elongated, not too strongly convex, length: 5,2 mm; width: 3,2 mm height: 3,0 mm; (holotype) (2) length 6 mm; width = height = 3,2 mm; (3) length: 5,2 mm; width: 3,2 mm; height: 3,0 mm; the colour of living females: light brown with a characteristic dark-brown or nearly black design; the colour of dead females: brown, somewhat resembling that of a dry oak leaf

Geographic distribution:

Germany, Poland, Czechoslovakia, USSR (?)

Czechoslovakia, Poland, USSR (?) In Poland found in Tatra Mts. (leg. Z. Kawecki, Żak-Ogaza), in neighbourhood of Jędrzejów (leg. J. Karczewski) and in Sudetes (leg. Z. Kawecki)

Microscopical characteristics of *Lecanium slavum* sp. n. antennae of seven joints (I: 28·II: 30; III: 56; IV: 21; V: 30; VI: 20; VII: 29 microns); small dorsal glands about 2 micr. not very numerous.

The species resembles *L. douglasi* Šulc and *L. sibiricum* Borchs.

LITERATURE

- BORCHSENIUS, N. S. (1957): Podotr. červecy i ščitovki (*Coccoidea*) semeistvo podušečnicy ložnoščitovki (*Coccidae*). Fauna SSSR. Nasekomye chobotnye. Moskva-Leningrad. — GREEN, E. E. (1917): Observations on British Coccidae; with descriptions of new species. III. Ent. Mo. Mag., London, 53. — GREEN, E. E. (1934): Observations on British Coccidae. XIV. Ent. Mo. Mag., London, 66. — KAWECKI, Z. (1935): Miesięcznik dwuguzek (*Lecanium bituberculatum* Targ.). Ogrodnictwo. Kraków, 30. — KAWECKI, Z. (1938): Czerwce Tatr. Przyczynek do poznania fauny Tatrzańskiego Parku Narodowego. I. Spraw. Kom. Fizj. Kraków, 71. — KAWECKI, Z. (1951): Studies on the genus *Lecanium*. I. The Brown Scale *Lecanium corni* Bouché, Marchal (♀ nec ♂). Ac. Pol. Sci. Lettr. C. R. M. d. séances Cl. Sc. Math. Nat. Cracovie, 1951. — KAWECKI, Z. (1954): Studia nad rodzajem *Lecanium* Burm. II. Miesięcznik cisowy *Lecanium pomeranicum* sp. n. i gatunki pokrewne (*Homoptera*, *Coccoidea*, *Lecaniidae*). Ann. Zool., Warszawa, 16. — KAWECKI, Z. (1955): Studia nad rodzajem *Lecanium* Burm. III. Miesięcznik jodłowy — *Lecanium sericeum* Ldgr. (*Homoptera*, *Coccoidea*, *Lecaniidae*). Polskie Pismo Entom., Wrocław, 25. — KAWECKI, Z. (1957): Zapiski o czerwcach (*Homoptera*, *Coccoidea*). Acta Zool. Cracoviensia. Kraków, 2. — KAWECKI, Z. (1958 a): Studia nad rodzajem *Lecanium* Burm. IV. Materiały do monografii miesięcznika śliwowego, *Lecanium corni* Bouché, Marchal (♀ nec ♂) (*Homoptera*, *Coccoidea*, *Lecaniidae*). Ann. Zool., Warszawa, 17. — KAWECKI, Z. (1958 b): Studia nad rodzajem *Lecanium* Burm. V. Miesięcznik miechun — *Lecanium coryli* (L.) sensu Marchal nec Šulc (*Homoptera*, *Coccoidea*, *Lecaniidae*). Polskie Pismo Entom., Wrocław, 27. — LINDINGER, L. (1907): Fränkische Cocciden. Entomol. Blätter Schwabach, 3. — LINDINGER, L. (1912): Die Schildläuse (*Coccidae*). Stuttgart. — RICHARDS, W. R. (1958): Identities of Species of *Lecanium* Burmeister in Canada (*Homoptera*: *Coccoidea*). Canad. Entom. 90. — REHAČEK, J. (1954): Puklice (*Lecaniinae*) ze sbirky červců (*Coccoidea*) Prof. Dr. K. Šulc. Čas. Moravsk. Musea. 39. — SCHMUTTERER, H. (1952): Die Ökologie der Cocciden (*Homoptera*, *Coccoidea*). Frankens. Zeitschr. f. angew. Entom. 33. — ŠULC, K. (1895): Description of a new species of *Lecanium* from Bohemia. Ent. Mo. Mag., London, 31. — ŠULC, K.: Československé druhy rodu puklice (gn. *Lecanium*, *Coccidae*, *Homoptera*). Práce Mor. Přír. Spol. Brno, 7. — VUNN, H.: Zur Coccidenfauna von Schleswig-Holstein. Naturwiss. Ver. Schlesw.-Holst., 22. — ŻAK-OGAZA, B. i. l.: Badania nad bleskotkami (*Hymenoptera*, *Chalcidoidea*) pasożytującymi na czerwcow (Hom. *Coccoidea*) znanych z fauny Polski. — ŻAK-OGAZA, B. (1957): Bleskotki (*Hym.*, *Chalcidoidea*) pasożytujące u czerwcow z rodziny *Lecaniidae* (Hom., *Coccoidea*). I. Polskie Pismo Entom. 26.

THE AMERICAN GENUS MISERICOCCLUS FERRIS IS TO BE CONSIDERED AS REPRESENTED IN EGYPT, UAR.

(Homoptera : Coccoidea : Pseudococcidae)

Y. M. EZZAT

Department of Zoology, University of Assyout, Egypt, UAR.

The grass-infesting mealybug, *imperatae*, was originally placed, by Hall in *Ripersia*. Signoret had created this genus for one species, *Ripersia corynephari*, of which the authentic preparation apparently no longer exists. As stated in Ferris Atlas of 1953, Reyne was able to examine the material supposed to be the type lot of *corynephari*. He concluded that the preparation on which Signoret based his description seems not to be of an adult female. This was probably the main reason of the general concept of a fewer number of antennal joints in *Ripersia*. When Reyne redescribed an adult female he stated that the antennal joints are 8, a matter giving another pattern for the genus. Moreover, he added that a tooth existed on the claw. For these reasons, *imperatae* being without such a tooth is no longer a species in *Ripersia*.

On the other hand, the reduction in the anal lobe, the presence of the anal lobe pair of cerarii only, and the condition of trilocular disc pores being practically replaced in general by multilocular disc pores, would encourage much placing this species in *Misericoccus* Ferris, which has never been used before for any Egyptian mealybug.

On this basis, *imperatae* is here redescribed and placed in its new combination. This decision required some change in the recognition characters of the new genus as given by Ferris in 1953. These should read as follows: *Pseudococcidae* with 6 — jointed antennae; legs without a tooth or the planter surface of the claw, anal ring reduced in number of pores; cerarii represented only by the anal lobe pair, these consisting merely of paired, small, conical setae; anterior pair of dorsal ostioles present or absent; trilocular disc pores lacking except for very few close spiracular atria, on lips of ostioles, and in front of anal ring, generally replaced by multilocular disc pores; tubular ducts either present on venter only or on both venter and dorsum; circulus is absent or two circuli are present.

Misericoccus imperatae (Hall) (New Combination) 1923. *Ripersia imperatae* Hall, Egypt. Min. Agric., Tech. & Sci. Serv., Bull. 36, p. 8.

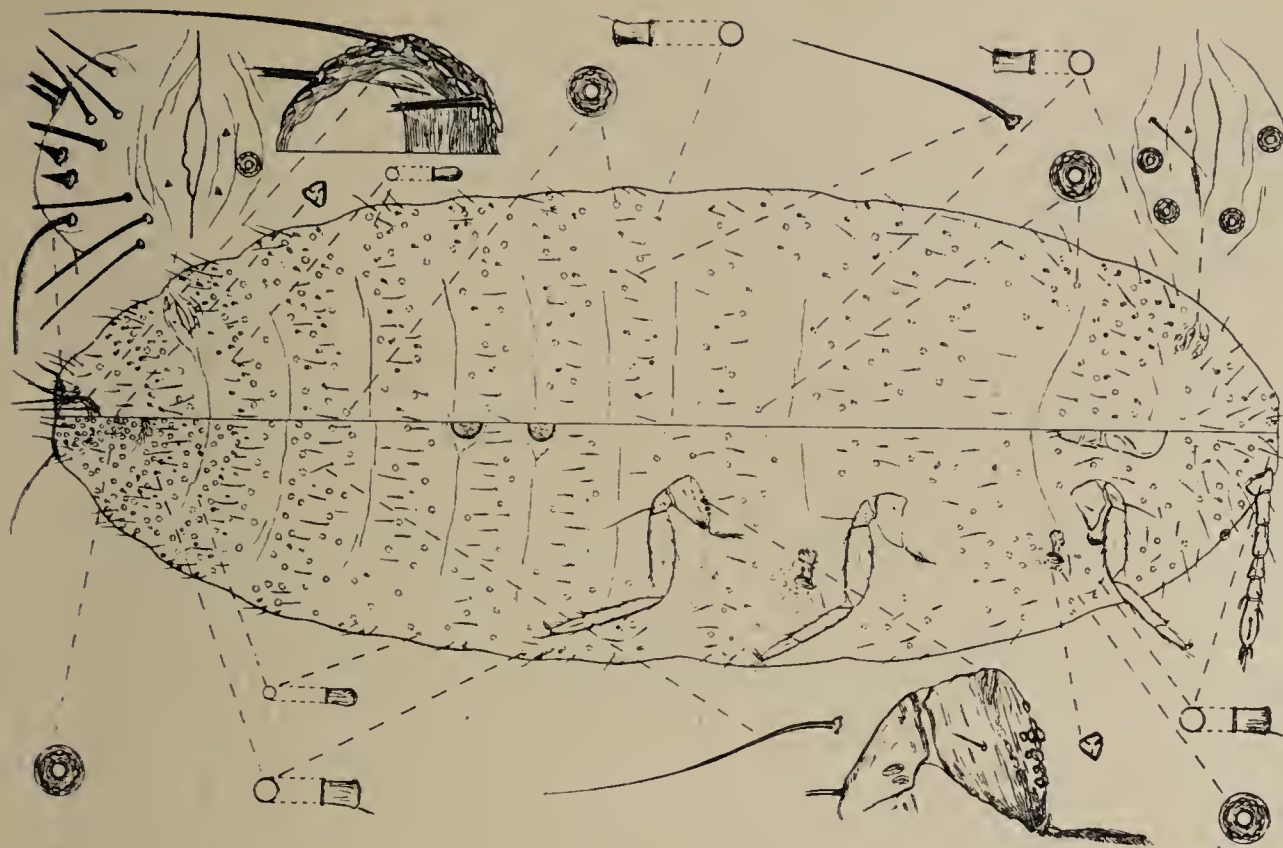
Adult female. Body elongate oval, about 2.2 (1.4—2.8) mm. long and 0.9 (0.5—1.4) mm. wide.

With the anal lobe pair of cerarii only; each cerarius with 2 conical cerarian setae, about 5 microns long, and about 8 auxiliary flagellate setae of variable length, 40 to 100 microns; associated trilocular disc pores lacking; few multilocular disc pores might appear singly close to the cerarian area.

Head. Antennae 6-jointed, sometimes with a pseudo-articulation in terminal joint; measurements, in microns, about as follows: I, 32; II, 40; III, 40; IV, 24; V, 28; VI, 68. Eye bases about 8 microns high and 16 microns in diameter. Beak small and stout, about 84 microns long and the same wide at base.

Thorax. Legs normal, measurement of posterior leg, in microns, as follows: trochanter, 54×24 ; femur, 126×36 ; tibia, 120×21 ; tarsus, 66×18 ; claw, 24; tarsal digitules, 36; claw digitules, 24; conspicuous translucent dots present on posterior coxae only. Anterior spiracular apodemes about 48 microns long and 16 microns wide at atrium; posterior apodemes larger; median portion in all apodemes about half as wide as atrium.

Abdomen. Anal ring or dorsum and touching the posterior margin, about 72 microns in diameter, with outer pores in a simple band, elongate and widely separated; anal ring setae about 112 microns long. Cisanal setae shorter, about 52 microns long; obanal setae about 40 microns. Apical setae longer than anal ring setae, about 140 microns. Two circuli



present, one circulus in the usual position, i. e. between segments IV and V, the other between segments III and IV; both semicircular, about 40 microns in diameter, and not capable of folding along the intersegmental lines.

Dermal structures. Ostioles elevated with very few trilocular disc pores, 1 or 2 of these pores along with few multilocular disc pores and an occasional seta may be present on every lip.

Dorsal body setae long and flagellate. Ventral body setae similar but finer. Some larger setae but still flagellate are present laterally in the cerarian areas of posterior abdominal segments.

Trilocular disc pores very rare on both surfaces, particularly present on lips of ostides and close to spiracular atria, otherwise replaced, in general, by multilocular disc pores.

Tubular ducts of the oral collar type only, present on both dorsum and venter in two sizes: the larger about 5 or 6 microns long and 3 microns in diameter, the smaller about 4 microns long and 2 microns in diameter. Large ducts on dorsum distributed on all dorsum roughly in wide segmental rows; approximate numbers as follows; abdominal segments IX, 10; VIII, 38; VII, 32; VI, 34; V, 22; IV, 14; III, 15; II, 10; metathorax, 15; mesothorax, 42; prothorax, 32; head, 10. Large ducts on venter fewer, mainly in small lateral segmental groups; approximate numbers as follows: abdominal segments IX, 10; VIII, 16; VII, 20; VI, 6; V, 6; IV, 2; III, 2; II, 4; metathorax, 6; mesothorax, 4; prothorax, 6; head, 7. Small ducts few on both surfaces, apparently present on abdominal segments only, generally in simple transverse segmental rows, numbers on dorsum about as follows: segments VIII, 6; VII, 4; VI, 8; V, 4; numbers on venter about as follows: segments VIII, 14; VII, 12; VI, 4; V, 4.

Multilocular disc pores are about 8 microns in diameter and with 10 loculi, distributed over both surfaces and more numerous on venter, having some sort of arrangement in rows on abdominal segments particularly on the posterior part of the body, with distinct grouping around vulva and near spiracular atria. On dorsum, approximate numbers as follows: abdominal segments IX, 4; VIII, 18; VII, 30; VI, 39; V, 39; IV, 32; III, 26; II, 8; metathorax, 20; mesothorax, 50; prothorax, 32; head, 15. On venter, numbers about as follows: abdominal segments X, 12; IX, 66; VIII, 71; VII, 65; VI, 56; V, 27; IV, 22; III, 18; II, 6; metathorax, 54; mesothorax, 62; prothorax, 38; head, 18.

Redescribed from the following mounted adult females, all in the Coccid Collection, Ministry of Agriculture, Egyptian Region, U. A. R.: 5 cotypes on one slide from *Imperata cylindrica*, Heliopolis, Oct. 30, 1921; 2 specimens on "grasses", Meadi, Sep. 24, 1931; 2 specimens on "grasses", Barrage, Jan. 1932; 1 specimen on Gramin., Meadi, Oct. 12, 1937; 1 specimen on Polypogon, Meadi, Oct. 27, 1937.

REFERENCE

FERRIS, G. F. (1953): Atlas of the scale insects of North America, Vol. VI (Stanford University Press, Stanford, California).

THE NEW CLASSIFICATION OF ACRIDOIDEA

V. M. DIRSH, London

Manuskript nicht eingelangt

DIE DOLICHOPODIDEN ITALIENS

B. BACCETTI, Firenze

Manuskript nicht eingelangt

BEITRAG ZUR SYSTEMATIK UND BIOLOGIE EINIGER DECKELSCHILDLÄUSE

F. BACHMANN, Basel

Manuskript nicht eingelangt

NEOTROPICAL MIRIDAE

J. CANDIDO de MELO CARVALHO

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACTS

A CATALOGUE OF THE MIRIDAE OF THE WORLD

The author presents a world catalogue of the Miridae which is the Fascicle 7 of the General Catalogue of Hemiptera. Published in the Arquivos do Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasil, it is divided into 5 volumes. Part I include the subfamilies Cylapinae, Deraeocorinae and Bryocorinae; Part II subfamily Phylinae; Part III subfamily Orthotyliniae; Part IV subfamily Mirinae; Part V Index and Bibliography. The method used is discussed. The catalogue covers all literature of the Miridae from Linnaeus (1758) to the end of 1955.

NEOTROPICAL MIRIDAE: TWO NEW GENERA FROM PERU AND TIERRA DEL FUEGA (Hemiptera)

Two new genera of South American Miridae are described and figured including altogether three species from Peru, Tierra del Fuego and Rep. Argentina.

NEOTROPICAL MIRIDAE: TWO NEW GENERA OF THE NEELIA REUTER — NEONEELLA COSTA LIMA COMPLEX (Hemiptera)

Two new genera and species of this complex are described and figured. Some species formerly known are placed on their correct genus. The new species are from Peru, Bolivia and Republica Argentina.

SEKTION Ib

COLEOPTERA

KOPULATIONSAPPARAT DES GENUS THELMATOPHILUS (Cryptophagidae, Col.)

Dr. ZORA KARAMAN, Skopje

Der männliche Kopulationsapparat zeigt bei Coleopteren in seinem Bau eine große Mannigfaltigkeit, aber fast keine Variabilität. Der Kopulationsapparat ist beim Weibchen der Coleopteren hingegen viel einfacher gebaut. Er besteht aus dem IX. Segment, dessen Sternit in zwei Hemisterniten geteilt ist und zwei Stylen trägt. Bei manchen Coleopteren-Familien zeigt der weibliche Kopulationsapparat bei verschiedenen Arten, ja auch Genera, so kleine Abweichungen (gewöhnlich nur in der Größe), daß er nicht für taxonomische Zwecke in Betracht genommen werden kann. Deswegen überwog bis nun die Meinung, daß der weibliche Kopulationsapparat keinen taxonomischen Wert besitze.

Szymezakowski zeigte in seiner Arbeit „La signification taxonomique des segments génitaux femelles chez les espèces du genre *Catops* Payk. de l'Europe centrale“, daß beim Genus *Catops* ein Artunterschied des weiblichen Kopulationsapparates besteht und dieser für taxonomische Zwecke gebraucht werden kann. Sie weichen voneinander in der Größe des Analsegmentes, in der Form und Behaarung des Tergites, weiter in den Pleuren und Hemisterniten ab, die Stylen hingegen zeigen außer der Größe kaum merkliche Unterschiede.

Bei der Untersuchung einiger Arten der Familie *Cryptophagidae* mußte ich feststellen, daß nebst dem männlichen auch der weibliche Kopulationsapparat einen nicht geringen taxonomischen Wert besitzt.

In der Fam. *Cryptophagidae* zeigt das Genus *Thelmatophilus* und auch *Cryptophagus* beim Weibchen eine sichtbare Mannigfaltigkeit in der Form der Stylen und Hemisterniten. Der Unterschied zwischen verschiedenen Arten des Genus *Thelmatophilus* ist nach Form der Stylen und Hemisterniten recht deutlich.

Eine weitere Untersuchung der Fam. *Cryptophagidae* mit Berücksichtigung des männlichen und weiblichen Kopulationsapparates wird eine Revision dieser Familie erleichtern und besonders dort, wo die Artunterschiede nicht groß sind, eine leichtere und sichere Bestimmung der Artzugehörigkeit möglich machen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß eine Untersuchung des männlichen und weiblichen Kopulationsapparates auch bei anderen Coleopteren-Familien manches Interessante erbringen wird.

Das Genus *Thelmatophilus* Heer ist in Reiters Bestimmungstabellen (Col. *Cryptophagidae*) 1885 mit folgenden sechs Arten vertreten: *sparganii* Ahrens, *longicollis* Reitt., *ericis* Oliv., *brevicollis* Aubé, mit v. *rufus* Reitt., *typhae* Fallen mit v. *pumilus* Reitt. und *schönherri* Gyll. Ganglbauer führt 1895 *Th. longicollis* Reitt. als eine rostbraune

Variatio von *caricis* an. Diese fünf Arten mit ihren Variationen wurden auch von späteren Autoren (Portvin, Kunt usw.) angenommen.

Bei der Nachprüfung der *Thelmatophilus*-Arten der Sammlung des Naturhistorischen Museums in Sarajevo untersuchte ich den Kopulationsapparat beim ♂ und ♀ von allen diesen Arten und konnte feststellen, daß der Kopulationsapparat bei allen angeführten Arten nicht immer verschieden erscheint und so das Genus nur mit vier Arten vertreten ist.

Der Kopulationsapparat des ♂ des Genus *Thelmatophilus* ist wie bei dem Genus *Cryptophagus* nach dem Typus der Reitterform (Mode en cavalier nach Jeannel) gebaut. Er ist symmetrisch, besteht aus zwei Teilen, dem Penis und den Parameren. Die Parameren sind kurz, fingerförmig, mit einigen Borsten distal versehen. Die Parameren liegen distal vor dem Penis, auf einer schwach chitinierten Platte, diese liegt dorsal vor dem Penis und umgibt ventral den Penis mit zwei Stäbchen, die ein Dreieck umschließen (Abb. 1, 2, 4, 5). Der Penis ist lang, einer flachen Rinne ähnlich, leicht ventralwärts geneigt, distal ist sein Rand abgerundet, in der Mitte eingedrückt, ausgeschnitten oder in zwei Teile gespalten. Ventralwärts, unter dieser Platte, kommen eine schmalere, sehr schwach chitinierte, kürzere Zentralplatte, die distal mehr oder weniger fingerförmig ausgezogen ist, und noch einige kleinere Plättchen vor. Der Innensack ist mit kleinen Zähnen dicht besetzt, selten sind zwei kleine Plättchen vorhanden. Die Charakteristik der Art zeichnet sich in der Form der Parameren und des Penis gut ab.

Als der Kopulationsapparat des Weibchens soll das IX. Segment bezeichnet werden. Es besteht aus dem distal abgerundeten Tergit (sein Rand ist kurz beborstet), den Pleuren (sie sind membranös) und den Hemisterniten. Diese sind bei *Thelmatophilus* zweiteilig, sehr lang und schmal, nur ihr distaler Teil ist mit Borsten versehen. Jeder Hemisternit trägt einen Stylus. Die Stylen sind klein, einige oder keine Borsten tragend (Abb. 3, 6, 8, 10). Die Charakteristik der Art zeichnet sich in der Form der Stylen und Hemisterniten gut aus.

Die Artzugehörigkeit dieser untereinander nicht leicht unterscheidbaren Arten kann ebenso gut nach dem Kopulationsapparat des Männchens als nach den Stylen und Hemisterniten des Weibchens mit Sicherheit festgestellt werden.

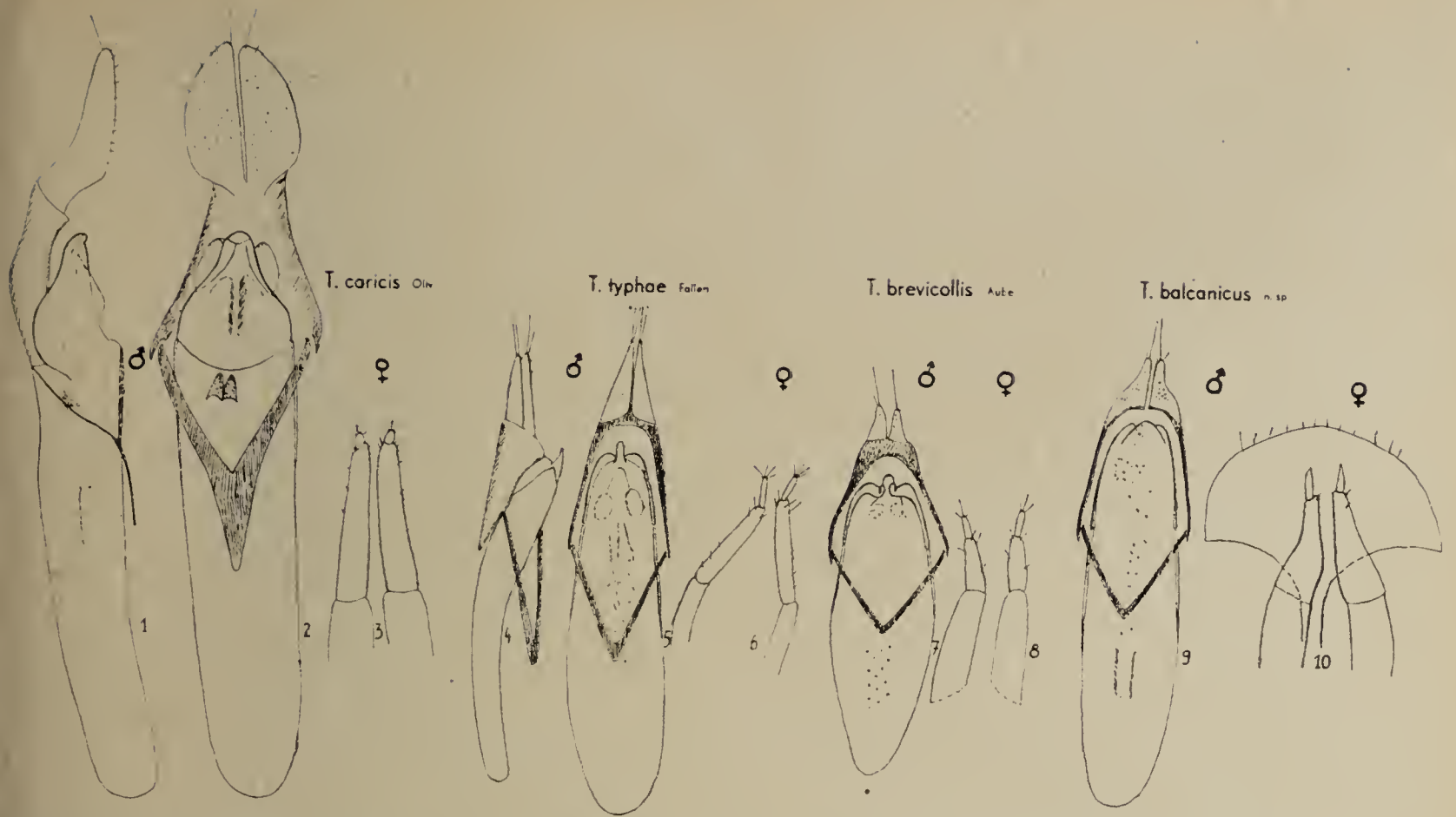
Thelmatophilus caricis Oliv. (1790) und *Thelmatophilus sparganii* Ahrens (1812) unterscheiden sich voneinander in der Körperfärbung. Die Exemplare des *Th. caricis* sind immer dunkler gefärbt, schwarz mit braunen Elytren oder einfarbig rotbraun (var. *longicollis* Reitt.). *Th. sparganii* ist gelbrot, die Elytren haben den Nahtstreif schwarz und noch einen Längsstreifen am äußeren Rande. Beide sind 2,4—2,8 mm lang.

Die Untersuchung des Kopulationsapparates zeigte, daß es sich um eine und dieselbe Art handelt. Beide haben einen sehr großen Kopulationsapparat. Die Parameren sind halbkugelförmig, mit einer distalen Borste und einigen kleinen Börstchen am Rande, oder ohne diese. Der distale Teil des Penis ist kurz, seine Spitze etwas verschmälert und breit zugespitzt, leicht ventralwärts geneigt. Der Innensack hat zwei kleine, distal zugespitzt basal gerade abgestutzte Plättchen (Abb. 1, 2).

Die Stylen des Weibchens sind sehr klein, oval, distal einige kurze Borsten tragen. Der distale Teil des Hemisternits ist ziemlich lang, mit einigen kleinen Börstchen distal und lateral besetzt.

Da der Kopulationsapparat des ♂ und ♀ bei beiden Arten übereinstimmend ist, kann *Th. sparganii* Ahrens nur als eine Variation des *Th. caricis* betrachtet werden.

Material von *Th. caricis* wurde aus folgenden Fundorten untersucht: Sarajevo, Dervent, Jajce, Trebević bei Sarajevo, Domanovići (alle in Bosnien) und Byzant (Belgrader Wald). Weiter *Th. caricis* var. *sparganii* aus Dervent (Bosnien), Mostarsko blato, Metković, Čapljina (Herzegowina), Titovgrad (Podgorica, Montenegro-Crna gora) und Požarevac (Serbien).



Kopulationsapparat des *Th. caricis* Oliv.: Abb. 1. Des ♂ lateral; Abb. 2. Des ♂ ventral; Abb. 3. Des ♀.
 Kopulationsapparat des *Th. typhae* Fallen: Abb. 4. Des ♂ lateral; Abb. 5. Des ♂ ventral; Abb. 6. Des ♀.
 Kopulationsapparat des *Th. brevicollis* Aubé: Abb. 7. Des ♂ ventral; Abb. 8. Des ♀.
 Kopulationsapparat des *Th. balcanicus* n. sp.: Abb. 9. Des ♂ ventral; Abb. 10. Des ♀.

Thelmatophilus typhae Fallen mit seiner kleineren Variatio *pumilus* Reitt. und *Th. schönherri* Gyllb. unterscheiden sich untereinander durch verschieden gefärbte Antennen und Beine. Beim *Th. typhae* sind die Antennen und Beine hellrostrot oder rötlichgelb. *Th. schönherri* hat das 1., 10. und 11. Antennenglied bräunlich, die anderen Glieder rostrot, die Femora und die Spitze der Tibien schwarz oder braun, die anderen Teile rostrot. Beide, *Th. typhae* und *Th. schönherri*, sind 1,5—2,3 mm lang.

Der Kopulationsapparat ist bei den Vertreter der beiden Arten übereinstimmend, ziemlich kurz. Die Parameren sind sehr lang und schmal, mit zwei langen Distalborsten versehen. Der Penis ist breit, distal abgerundet und sein Rand in der Mitte schwach ausgeschnitten, die Zentralplatte ist distal fingerförmig ausgezogen. Der Innensack ist mit zahlreichen kurzen Zähnen versehen (Abb. 4, 5).

Die Stylen des Weibchens sind ziemlich lang, fingerförmig ausgezogen, viermal länger als breit, mit 3—4 kurzen Terminalborsten versehen. Der terminale Teil des Hemisternites lang, mehr als $3\frac{1}{2}$ mal länger als die Stylen, und trägt einige kurze Randborsten (Abb. 6).

Da die Kopulationsapparate der *Th. schönherri* und *Th. typhae* gleich sind, muß *Th. schönherri* als Variatio des *Th. typhae* betrachtet werden. *Th. typhae* wurde aus folgenden Fundorten untersucht: Mehrere Exemplare aus der Umgebung von Sarajevo und Domanovići (Bosnien); *Th. typhae* var. *schönherri* aus der Bosna-Quelle (Bosnien), Oračvo, Mostarsko blato (Herzegowina), Solin bei Split (Dalmatien) und Požarevac (Serbien).

Im Material des *Thelmatophilus brevicollis* Aubé fand ich zwei Gruppen von verschieden gefärbten Exemplaren, die nach der Untersuchung des Kopulationsapparates sich als zwei verschiedene Arten erwiesen.

Die Exemplare des *Th. brevicollis* Aubé sind 2,3 bis 2,6 mm lang, haben eine dunklere Färbung des Kopfes und des Pronotums als die der Elytren. Sie haben einen ziemlich

kurzen und breiten Kopulationsapparat. Die Parameren sind kurz, fast der ganzen Länge nach gleich breit, mit zwei ungleich langen Borsten versehen. Der Penis ist sehr breit, sein distaler Teil ist in zwei Spitzen ausgezogen, die in der Mitte schneckenförmig gekrümmt sind. Die Zentralplatte ist kurz fingerförmig ausgezogen. Innensack nur mit Zähnchen versehen (Abb. 7). Die Stylen des Weibchens kurz, denen der *Th. typhae* ähnlich, doch etwas schmaler, fingerförmig, mit drei kurzen distalen Borsten versehen. Der distale Teil des Hemisternites viel kürzer als bei *Th. typhae* und nur $2\frac{1}{2}$ mal länger als die Stylen und mit einigen kurzen Borsten versehen (Abb. 8). Das Material stammt aus folgenden Fundorten: Dervent, Rača (Bosnien), Utovo blato (Herzegowina).

Die zweite als *Th. brevicollis* determinierte Gruppe von Exemplaren erwies sich als neu und wird als *Th. balcanicus* n. sp. beschrieben. Sie sind 2,6—2,8 mm lang, einfärbig braun oder schwarz, dann nur die Elytrenspitze distal heller. Antennen sind länger als bei *Th. brevicollis*, das 1. Antennenglied rundlich, das 2. und 3. Glied zweimal länger als breit, das 5. Glied etwas länger, länger als das 4. (bei *brevicollis* gleich lang), das 4., 6., 7. und 8. Glied $1\frac{1}{4}$ mal länger als breit, alle gleich lang, das 9. Glied etwas länger als breit, das 10. Glied fast zweimal breiter als lang (bei *Th. brevicollis* weniger breiter als lang). Das Terminalglied eiförmig $1\frac{1}{2}$ mal länger als breit. Die Hinterecke des Pronotums fast rechtwinkelig (bei *brevicollis* spitz ausgezogen).

Der Kopulationsapparat etwas länger und schmaler als bei *Th. brevicollis*. Die Parameren sind länger als bei *brevicollis*, basal breit, distal verschmälert (bei *brevicollis* fast gleich breit), distal mit 2—3 ungleich langen Borsten versehen, basal dicht mit Sinnesgrübchen besetzt. Penis schmaler als beim *Th. brevicollis*, distal in der Mitte breit ausgeschnitten, Zentralplatte distal einfach zugerundet. Innensack mit zahlreichen Zähnchen versehen (Abb. 9). Stylen des Weibchens kurz, schmal, nagelförmig, ohne Borsten, der distale Teil des Hemisternites sehr lang, nur einige kurze Börstchen distal tragend (Abb. 10).

Untersuchtes Material: 1 ♂ aus Metković (Herzegowina) und ein Pärchen aus Požarevac (Ostserbien).

LITERATUR

KUHNT, P. (1913), Käfer Deutschlands, Stuttgart. — PORTEVIN, G. (1931), Coléoptères de France, T. II, Paris. — REITTER, E. (1885), Bestimmungstabellen der europäischen Coleopteren, Fam. Cryptophagidae, T. I, Mödling.

GENITALIA OF SOME NORTH AMERICAN SPECIES OF GLYPHONYX (Coleoptera: Elateridae)¹

WALTER M. KULASH

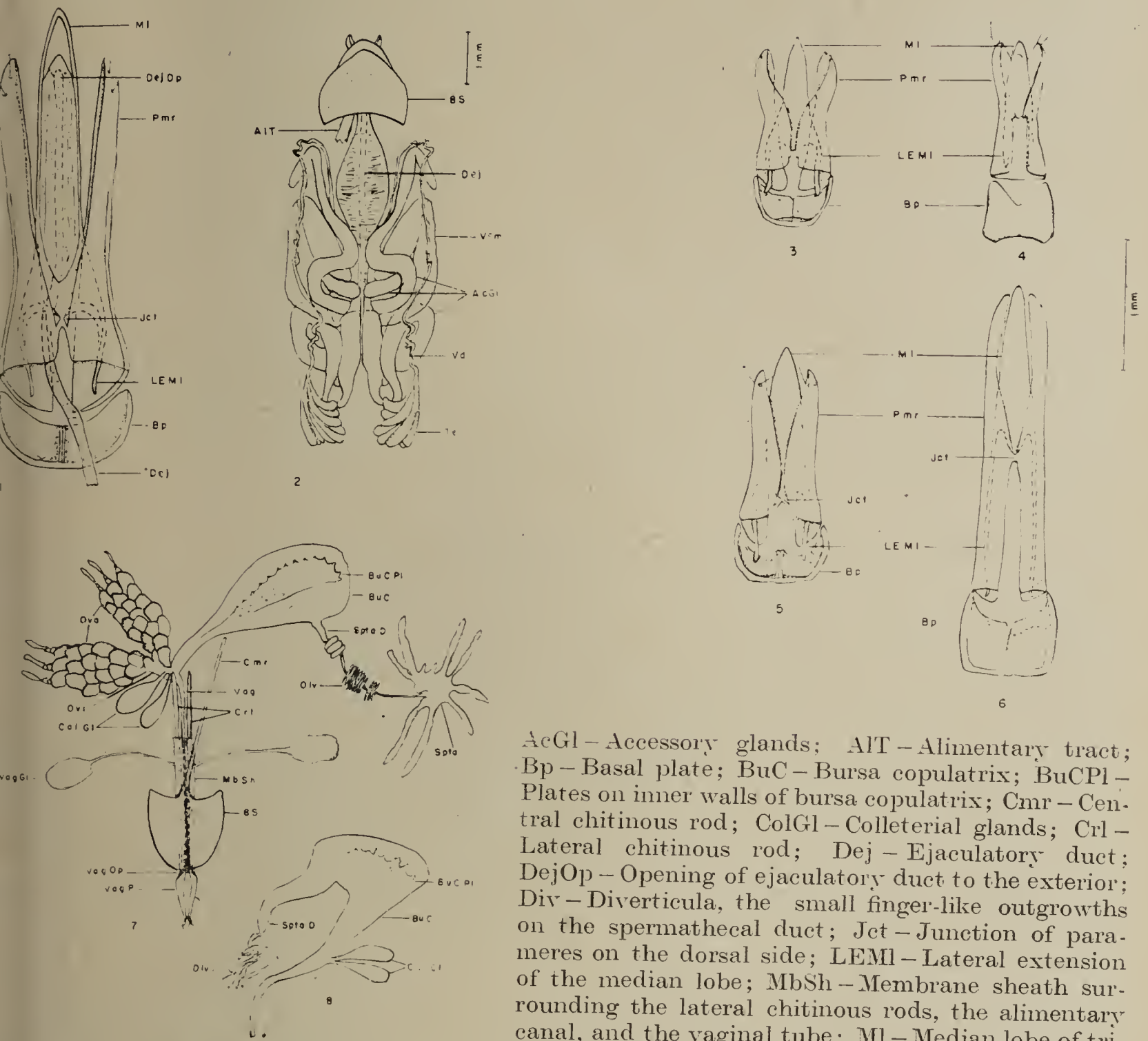
North Carolina State College, Raleigh, N. C., USA

The taxonomic value of the genitalia of the beetles has long been recognized. The genitalia of several families have been described in the classical works of Bordas (1900) and Sharp and Muir (1912). Probably the earliest published figure of the male genitalia of a click beetle is that of *Lacon murinus* by Dufour in 1825.

In the Elateridae, a number of papers deal with internal and the external genitalia of males and females. Holmgren (1898) described the bursa copulatrix of some 35 species of click beetles.

¹ Published with the approval of the Director of Research as Paper No. 1210 in the Scientific Journal Series.

This organ very often bears characteristic plates on its inner walls. Levtschuk (1930) described the male genitalia in 30 species of *Elateridae* and the female genitalia in 28 species. Horst (1922) reported on the genitalia of several species of *Elateridae* including *Agriotes obscurus*, *Corymbites murinus*, and others. More recent papers dealing in part with elaterid genitalia are those of Binaghi (1935, 1938, 1941), Dietrich (1945), Tanner (1927), and Williams (1945). Current papers on click beetle genitalia include the studies of Gurjeva (1957) on the genus *Elater* of the USSR.; Becker (1958) on *Agriotes* species of North America, Zacharuk (1958) on the prairie grain wireworm (*Ctenicera aeripennis destructor* Brown), and Laurent and Taminiaux (1960) on the *Oxynterinae* of the Ethiopian region.



et; Pmr – Paramere; Spta – Spermatheca; SptaD – Spermathecal duct; Tes – Testis; Vd – Vas deferens; Vag – Vagina; VagGl – Vaginal glands; VagOp – Vaginal opening to the exterior; VagP – Vaginal palpi; 8S – eighth sternum.

The work reported in this paper has been done in an attempt to recognize more efficiently the different species of the genus *Glyphonyx*. Inadequate descriptions and complete information on the species of this genus have led to many misidentifications in this group as is evidenced in the examination of many species in collections in various museums. The small size of these beetles, 1.5 mm to 4 mm, adds to the difficulty of handling and examining specimens, especially in the study of the internal genitalia. Our preliminary studies have revealed certain differences in the various parts of the male and

female genitalia of some species of *Glyphonyx*. This paper is a summary of some of the results of this preliminary study.

The male genitalia. — Frequently, the male genitalia are referred to as the “external” and the “internal” genitalia. These terms are used simply to indicate the relative position of the genitalia at a given time. The external genitalia (fig. 1) consist of a trilobed copulatory apparatus which is extruded from the body of the beetle during the process of copulation or at certain other occasions. This trilobed copulatory apparatus is composed of a median lobe (fig. 1, *Ml*) which is traversed lengthwise by the ejaculatory duct (*Dej*). The ejaculatory duct opens to the outside near the tip end of the median lobe on its dorsal side (*Dej Op*). Two lateral lobes, usually almost as long as the median lobe, flank the median lobe. These are the parameres (*Pmr*). This trilobed arrangement is connected by membranes to a curved basal piece (*Bp*) which is an integral part of the apparatus. This entire trilobed apparatus is what is usually termed the external genitalia. Normally, this part of the genitalia is retained within the body of the beetle. Besides being extruded from the body during coition, the trilobed apparatus may also be extruded when the insect is subjected to the fumes of certain chemicals, as in the case when ethyl acetate is used as the killing agent.

The internal genitalia of the male consist of a pair of testes (fig. 2, *Tes*), the vas deferens (*Vd*), the seminal vesicle (*Vsm*), the ejaculatory duct (*Dej*), and accessory glands (*AcGl*). The testes are located deep within the abdominal cavity next to the thorax. From each testis there arises a slender tube, the vas deferens, which passes to the glandular-like seminal vesicle located at the upper end of the ejaculatory duct.

The most conspicuous differences in the male genitalia are in the size and shape of the parameres and of the basal piece. The external genitalia of four species of *Glyphonyx* are shown in figures 3 to 6, inclusive. The entire length of the trilobed apparatus (basal piece included) ranges from 0.48 mm in *G. inquinatus* (fig. 3) to almost 1.0 mm in *G. quadraticollis* Champ. (fig. 6). The range in width (again for these two species, respectively) is 0.14 mm to 0.23 mm. The parameres are gently rounded as in *G. inquinatus* (fig. 3) or somewhat pointed, as in *G. recticollis* Say (fig. 5). In some species, the parameres are joined midway of their length on their dorsal surface, as in *G. quadraticollis*, or at the base, as in *G. recticollis* (see figs. 5 and 6, *Jct*). The basal portion of the median lobe is extended into two lateral arms (figs. 3 to 6, *LEml*). These arms are called “median struts” by Sharp and Muir, 1912 and “apophysis of penis” by Lindroth and Palmen, 1956. These arms, in *G. inquinatus* and *G. recticollis* (figs. 3 and 5) are curved and relatively short. In *G. mimeticus* (fig. 4) the lateral arms are short and straight and in *G. quadraticollis* (fig. 6) they are long and straight.

The basal piece (figs. 3 to 6, *Bp*) differs in size and shape in the different species of *Glyphonyx* and may be of some taxonomic value. In *G. bimarginatus* (fig. 1), the basal plate is comparatively narrow; in *G. quadraticollis* it is rather broad (fig. 6). When viewed from the dorsal side, the basal plate is curved concavely.

The female genitalia. — The most outstanding feature of the female genitalia when they are first removed from the body of the insect is the presence of three long chitinous rods, almost as long as the abdomen itself (fig. 7, *Crl*, *Cmr*). The median chitinous rod (*Cmr*) is an extension of the eighth sternum. The lateral rods (*Crl*) are enclosed in a membrane sheath (fig. 7, *MbSh*) and extend to the end of the vagina and the basal ends of the vaginal palpi (fig. 7, *VagP*) a short pair of structures at the end of the vaginal tube whose bases enclose the vaginal opening (*VagOp*). All three rods evidently serve as supports for the vaginal tube. A pair of glands with fine stems arise from the sides of the membrane sheath (fig. 7, *VagGl*). These glands, here termed the

vaginal glands, are thought to function as lubricating glands while the vagina is moved in the membrane sheath.

The ovaries (fig. 7, *Ova*) are located deep in the abdomen next to the thorax. When eggs are present, only the tips of the ovaries are distinguishable and the oviducts are filled with eggs. The oviducts join in a common oviduct (fig. 7, *Ovi*) and enter the vagina at the upper end very close to the origin of a pair of glands and the large bursa copulatrix. These glands (*CoGl*) are termed the colleterial glands and are usually well-defined in most species of *Glyphonyx* that we have examined, especially if the specimens have been relaxed, softened and allowed to soak in water. The bursa copulatrix (fig. 7, *BuC*) is an unpaired sac-like invagination of the upper end of the vaginal tube. Characteristically in *Glyphonyx* species it bears a pair of plates (fig. 7, 8, *BuCPl*) on its inner walls. Leading from the side of the bursa copulatrix is a single tube, the spermathecal duct (fig. 7, *SptaD*) which may be coiled into two or three tight coils a short distance from the bursa copulatrix as in *G. bimarginatus* or it may be without any coils, as in *G. inquinatus* (fig. 8). Oftentimes there are several small finger-like clusters on the duct (fig. 7, *Div*). Eventually, the spermathecal duct leads into the spermatheca (fig. 7, *Spta*), a flat broad structure in *G. bimarginatus* (fig. 7).

Of the various parts of the female genitalia of *Glyphonyx*, the bursa copulatrix and the spermathecal duct seem to have the most taxonomic value. The paired, crescentic plates on the inner walls of the bursa copulatrix are quite distinct in several of the species. In *G. bimarginatus* (fig. 7, *BuCPl*) these plates are long and bear many teeth on the curved edge. In *G. inquinatus* the plates bear relatively few teeth (fig. 8, *BuCPl*).

LITERATURE CITED

- BECKER, Edward C. 1956. Revision of the Nearctic species of *Agriotes* (Coleoptera: Elateridae). Canadian Entomologist 88, Supp. 1: 1—93. — BINAGHI, G. 1935. Appunti sugli Elateridi italiani. II. Boll. Società Entomol. Italiana 67: 22—6. — BINAGHI, G. 1938. I Melanotini della fauna Italiana. Mem. Soc. Entomol. Italiana 17: 205—39. — BINAGHI, G. 1941. Revisione dei tipi di E. Candèze delle collezioni del museo di Genova (Coleoptera: Elateridae). Nota I. Boll. Società Entomol. Italiana 73: 83—9. — BORDAS, L. 1900. Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères. Ann. Sci. Nat. 11: 284—448. — DIETRICH, Henry. 1945. The Elateridae of New York state. Cornell Univ. Agric. Exper. Sta. Memoir 269: 1—76. — DUFOUR, Leon. 1825. Recherches anatomiques sur les Carabiques et sur plusieurs autres insectes Coléoptères. Annales des Sciences Naturelles (Botanique) 6: 150—206. — GURJEVA, E. L. 1957. Systematic review of the genus *Elater* L. (Coleoptera, Elateridae) of the USSR. Rev. d'Entomol. l'URSS, 36 (2): 451—475. — HOLMGREN, Nils. 1898. Bidrag till kännedom om bursa copulatrix hos Elateriderna. Ent. Tidskr. 19: 161—76. — HORST, A. 1922. Zur Kenntnis der Biologie und Morphologie einiger Elateriden und ihrer Larven. (Insbesondere Untersuchungen über *Agriotes scurius* L.) Arch. Naturgeschichte 88, Abt. A, 1 Heft: 1—90. — LAURENT, L. and E. TAMISIAUX. 1960. Oxynopterinae de la region Aethiopienne (Coleoptera: Elateridae). Bull. Soc. Royale Sciences Liege, 29^e annee, 5—6: 156—72. — LEVTSHUK, J. 1930. Contributions to the comparative anatomy of the genitalia of Elateridae. Rev. Rus. d'Ent. 24: 135—55. (In Russian. English translation by W. M. Kulash available.) — LINDROTH, Carl H. and Ernst PALMEN. 1956. Taxonomist's glossary of genitalia in insects. 16. Coleoptera p. 69—76. (In Taxonomist's Glossary of Genitalia of insects edited by S. L. Tuxen, Copenhagen. Ejnar Munksgaard.) — MARP, D. and F. MUIR. 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. Trans. Entomol. Soc. London, 1912: 477—642. — TANNER, V. M. 1927. A preliminary study of the genitalia of female Coleoptera. Trans. Amer. Ent. Soc. 53: 5—50. — WILLIAMS, J. L. 1945. The anatomy of the internal genitalia of some Coleoptera. Proc. Ent. Soc. Washington, 47: 1—91. — ZACHARUK, Russell Y. 1958. Structures and functions of the reproductive systems of the prairie grain wireworm, *Ctenicera aeripennis destructor* (Brown) (Coleoptera: Elateridae). Can. Jour. Zool. 36: 725—51.

THE TAXONOMIC POSITION OF *LAEMOPHLOEUS RAFFRAYI* GROUVELLE

L. P. LEFKOVITCH

Pest Infestation Laboratory, Slough, Bucks., England

Introduction

Among collections of African *Cucujidae* sent to me for determination, I several times noted a species which, although superficially Cucujid in appearance, seemed to be misplaced in this family. A prolonged search failed to establish either its identity or its taxonomic position. Recently, I examined the type of *Laemophloeus raffrayi* Grouvelle (1894) and it was at once clear that this was the unknown species. Since it was obviously not a *Laemophloeus*, and could not be assigned satisfactorily to any other genus, I propose *Carinophloeus* to include this species.

Description of *Carinophloeus* gen. nov.

Body moderately elongate, 2—3 mm in length, strongly flattened (fig. 1), clothed with short setae.

Head longer than broad, narrowing slightly anteriorly, grooved laterally anterior to antennal insertions; eyes situated less than one diameter in advance of base of head; epistome shallowly emarginate anteriorly; fronto-clypeal suture probably represented by the junction between the main levels of disc of head; antennae short, situated about halfway along length of head, with robust scape and pedicel, with three-segmented club; a ridge over eyes continues forwards forming dorsal margin of pre-antennal lateral groove; labrum more or less semi-circular, with two slight convexities on either side of mid-line (fig. 2); mandible with three apical teeth, a row of setae internal to outer margin, with membranous prostheca, without retinaculum (fig. 3); maxilla with four-segmented palp, basal segment smallest, apical about as long as others combined; galea flat, membranous, almost circular, with dense mass of setae apically; lacinia single-pointed, with two setae (fig. 4); labium with three-segmented palp, basal segment curved, second almost spherical, apical longer than others combined; ligula evenly rounded anteriorly, with a row of setae on each side behind anterior margin (fig. 5).

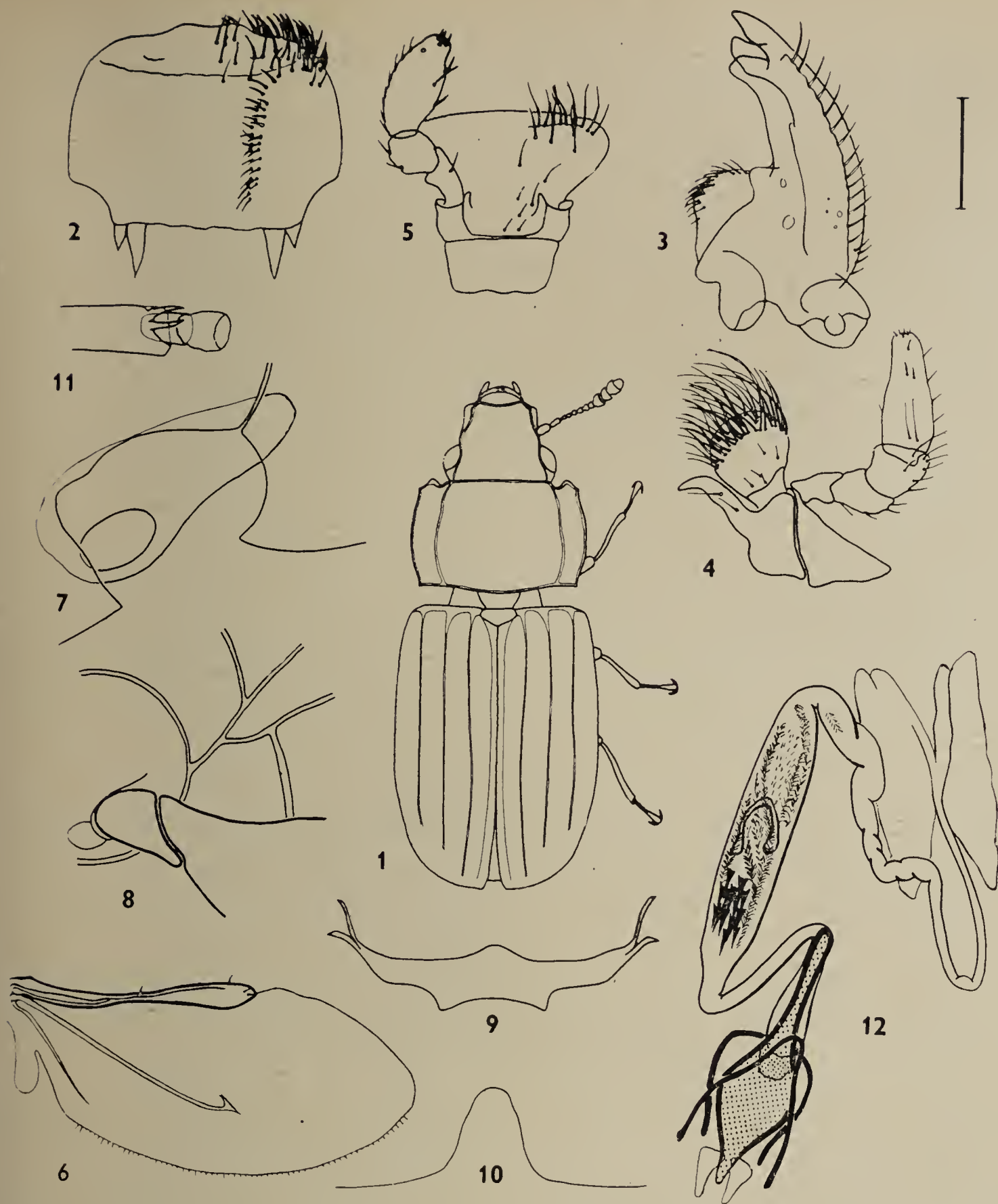
Prothorax transverse, with obtuse to rectangular hind and very obtuse anterior angles; anterior margin usually produced anteriorly between anterior angles and base of head forming a secondary angle; surface of pronotum with longitudinal raised region, the outermost carinate; lateral region of pronotum somewhat explanate.

Scutellum flatly triangular; elytra with first, third and fifth intervals carinate; elytra deflected external to outermost carina, then explanate; epipleurae well-formed along whole length of elytron; metathoracic wings with one anal vein (fig. 6).

Genaе somewhat produced, reaching well beyond hind margin of labium and anterior to eyes; gular region and sutures distinct.

Anterior coxae transverse, their cavities widely open posteriorly (fig. 7), situated close together; intercoxal process of prosternum convex posteriorly; mesocoxal cavity formed entirely by meso- and metasterna (fig. 8); middle coxae situated very close together; meta-sternal suture not reaching anterior margin of sclerite; metendosternite of extreme Hylecoetoid type (fig. 9); in mid-line metasternum equal in length to first visible abdominal sternite.

Intercoxal process of first visible abdominal sternite narrowly rounded anteriorly (fig. 10); this sternite 1.25 times as long as second; second, third, fourth and fifth sternites about equal in length.



Figs. 1—12. Anatomy of adult *Carinophloeus raffrayi* (Grouvelle). (1) Dorsal view of female; (2) labrum; (3) mandible; (4) maxilla; (5) labium; (6) hind wing; (7) front coxal cavity; (8) middle coxa; (9) met-endo sternite; (10) inter coxal process of first abdominal sternite; (11) apex of first tibia; (12) male genitalia.

Legs equal in length to each other; trochantero-femoral junctions of normal type (fig. 8); front tibiae each with two equal spines apically (fig. 11); tarsi with segments not lobed below, basal four segments about as long as each other, fifth about three times as long as fourth; tarsal formula in female 5-5-5, male 5-5-4.

Male genitalia (fig. 12) with parameres ventral to aedeagus; *aedeagus* a flattened plate; endophallus strongly developed, bearing an armature of spines and with a horse-shoe shaped sclerotisation. Female genitalia without conspicuous features.

The larvae are as yet unknown.

Type species *Laemophloeus raffrayi* Grouvelle (1894, p. 16).

Data given with various specimens suggest that *C. raffrayi* can fly and that it lives under bark.

Position of the genus

Carinophloeus cannot be assigned satisfactorily to any family of clavicorn beetles as at present defined (Crowson, 1955). It can be rejected from a sub-group that Crowson (1960) has proposed diagnosed as having 4-4-4 or 3-3-3 tarsi and a special wing venation (*Cerylonidae*, *Endomychidae*, *Corylophidae*, *Coccinellidae*, *Discolomidae*, *Merophysiidae* and *Lathridiidae*). In the remaining families, for example, the Cucujidae include beetles in which there are usually five anal veins in the hind wings, the middle coxal cavities are open, or if they are closed, there is a very short basal tarsal segment; the antennae in this family are rarely as short and as strongly clubbed as in *Carinophloeus* and then only in beetles in which the other characters are typical. The endophallic armature suggests a relationship with the Cryptophagidae but again several other features are anomalous; for example the striate elytra, the distinct elytral epipleurae and the single anal vein. Moreover, the metendosternite is much more transverse than those normally found in either of these two families. A tabular presentation of the main morphological distinctions between Cucujidae, Cryptophagidae and *Carinophloeus* is given in Table 1.

All attempts to extend the definition of these and other families to include *C. raffrayi* have resulted in the fusion of many families otherwise distinct. Consequently I propose that *Carinophloeus* be treated, at least for the present, as a genus in isolation, of uncertain relationships and almost certainly representing a new family on the level of families as at present defined. It is difficult, not to say dangerous, to diagnose a new family based upon one species; such a diagnosis, if found to be necessary, must await the discovery of further species and genera.

TABLE I

Some morphological comparisons between Cucujidae, Cryptophagidae and *Carinophloeus*

	<i>Cucujidae</i>	<i>Carinophloeus</i>	<i>Cryptophagidae</i>
<i>Anal veins</i>	usually five	one	five (occasionally four)
<i>Elytra</i>	striate	striate	punctur. but not striat
<i>Elytra epipleurae</i>	weak but complete along whole length, except in species with truncate elytra	complete and strongly defined	obsolete posteriorly
<i>Aedéagus</i>	inverted	inverted	on side
<i>Endophallus</i>	weakly developed	strongly developed, resembles <i>Cryptophagus</i>	strongly developed
<i>Front coxal cavities</i>	usually closed posteriorly	open posteriorly	open posteriorly
<i>Middle coxal cavities</i>	not closed by meso- and metasterna	closed by meso- and metasterna	closed by meso- and metasterna
<i>Coxae</i>	moderately separated	very close together	moderately separate
<i>Male tarsal formula</i>	5-5-4 (rarely 5-5-5)	5-5-4	5-5-4 (rarely 5-5-5)
<i>Antennae</i>	usually long and filiform, rarely short and clubbed	clubbed	clubbed

Geographical distribution

I have seen about 400 specimens of *C. raffrayi* from Angola, South Africa, Rhodesia, the Belgian Congo, Madagascar and a few from India, and also the type in the Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris.

REFERENCES

- CROWSON, R. A., 1955, The natural classification of the families of Coleoptera. 187 p. London. — CROWSON, R. A., 1960, The phylogeny of Coleoptera. Ann. rev. ent. 5: 111—137. — GROUVELLE, A., 1894, Descriptions de nouveaux clavicornes exotiques. Ann. Soc. ent. Fr. 6: 12—16.

DIE BEDEUTUNG DES FLÜGELDECKENDIMORPHISMUS BEI *LESTEVA* LATR. (Col. Staph.) FÜR DIE ARTSYSTEMATIK DER OMALINEN

GUSTAV ADOLF LOHSE, Hamburg

Als ich vor acht Jahren mit meiner Arbeit am Staphylinidengenus *Lesteva* Latr. begann, mußte ich feststellen, daß diese Gattung ein nahezu unbearbeitetes Gebiet im Vergleich zu anderen Staphylinidengattungen darstellte. Die letzte zusammenfassende Bearbeitung stammte aus dem Jahre 1903; einer Zeit also, in der die Untersuchung der Genitalien bei Staphyliniden noch nicht üblich war, und in der man sich auf die Beurteilung nach ektoskelettalen Merkmalen beschränkte. Es nimmt daher nicht wunder, daß die Genitaluntersuchungen eine Fülle bisher unbekannter Formen erbrachten, und die systematische Einordnung der Arten auf eine völlig andere Basis stellten.

Der Versuch, die sich außerordentlich ähnlichen Arten und Formen nach äußeren Merkmalen zu trennen, gestaltete sich daher sehr schwierig. Wie in allen anderen großen Gattungen gab es natürlich auch bei *Lesteva* Arten, welche sich durch augenfällige Unterschiede, wie etwa ungerandete Halsschildseiten, verschwundene Stirnfurchen, auffällige Tarsenproportionen, bunte Färbung usw. gut aus der Masse der Arten hervorhoben; diese Arten jedoch waren eben auf Grund dieser Eigenschaften schon immer richtig erkannt worden. Der verbleibende große Rest jedoch schien der Aufspaltung in zusammengehörende Artgruppen zu widerstehen. Ich unternahm es daher, die Arten nach den Proportionen ihres Ektoskelettes zu gruppieren. Nun sind es zwei Proportionen, welche für diesen Zweck brauchbar erscheinen. Die erste ist das Längen-Breiten-Verhältnis der Flügeldecken, die andere das Verhältnis von Augenlänge zu Schläfenlänge. Als Ergebnis konnte ich feststellen, daß die Arten, deren Augen kürzer als die Schläfen sind, sich durchweg auch durch kurze Flügeldecken auszeichnen (beispielsweise *L. pubescens* Mannh.). Die Arten bei denen die Augenlänge (von oben gesehen) die Schläfenlänge übertrifft, besitzen auch durchweg gestreckte Flügeldecken (beispielsweise *L. nivicola* Fauv.).

Die durch diese Einteilung gewonnenen Artengruppen weisen untereinander jedoch kein echtes Verwandtschaftsverhältnis auf. In beiden Gruppen fanden sich Arten, die untereinander auf Grund ihrer Genitalbildung näher verwandt sind als mit ähnlichen Arten ihrer eigenen Gruppe.

1957 erhielt ich eine größere Serie einer mir bis dahin unbekannten *Lesteva*-Art vom Balkan. Groß war mein Erstaunen, als ich bei diesen Tieren den gleichen, außerordentlich charakteristischen Genitalapparat feststellte, wie er mir von der *Lesteva albanica* Bernh. bekannt war. Die neue Form war nämlich kleinäugig und kurzflügelig, während *L. albanica* großäugig und langgeflügelt ist. Zunächst vermutete ich wegen des durchaus verschiedenen Aussehens das Vorliegen zweier Arten mit zufälligerweise gleich scheinendem Aedoeagus; einer Erscheinung, welche ja auch aus anderen Staphylinidengattungen bekannt ist.

Ein Jahr später erhielt ich jedoch wiederum eine größere Reihe einer mir ebenfalls neuen *Lesteva*; diesmal aus Spanien. Diese Form, ebenfalls kleinäugig und kurzflügelig, besaß dasselbe Genital wie die bekannte und häufige *L. fontinalis* Kiesw.; einer Art, die sich durch große Augen und lange Flügeldecken auszeichnet.

In beiden Fällen kommt die kleinäugige Form in einem relativ kleinen Areal innerhalb des Verbreitungsgebietes der großäugigen Form vor; wir dürfen also durchaus annehmen, daß es sich in beiden Fällen nur um Formen der schon bekannten Arten handelt.

Eine Revision der Gattung *Lesteva* auf die hier erwähnte Erscheinung hin zeigt nun, daß die beiden erwähnten Fälle durchaus keine Einzelercheinung sind. Von *Lesteva pubescens* ist beispielsweise eine langflügelige Form bekannt; möglich ist auch, daß die

langflügelige *L. luctuosa* Fauv. und die kurzflügelige, kleinäugige Gebirgsart *L. ihsseni* m. nur Formen einer Art sind. Hier treten noch erschwerenderweise Färbungs- und Größenunterschiede auf. Noch komplizierter liegen die Verhältnisse bei *L. monticola* Kiesw. und *L. nivicola* Fauv., da hier das Überschneiden der Verbreitungsgebiete schon eine artliche Trennung vermuten läßt. Es scheint so, als ob kaltes Klima oder Hochgebirgsstandorte die Ausbildung kleinäugiger Formen begünstigt; es wäre untersuchungswert, ob nicht mit einer Änderung der Umweltverhältnisse experimentell die eine Form aus der anderen entwickelt werden könnte.

Was ist an dieser Tatsache nun so bemerkenswert, daß sie hier erwähnt werden muß?

Die Erscheinung, daß in diversen Staphylinidengenera Arten vorkommen, die sowohl lang- wie kurzflügelige Individuen hervorbringen, ist uns geläufig (z. B. *Lathrobium*); auch das Vorkommen klein- und großäugiger Individuen kommt, wenn auch seltener, gelegentlich vor; bemerkenswert ist lediglich, daß hier beide Erscheinungen miteinander gekoppelt sind. Bisher hielt man es meist als ausreichend für die Aufstellung einer neuen Art, wenn diese in zwei verschiedenen Merkmalen, sofern diese konstant sind, voneinander abweichen. Auf Grund dieser Feststellung sind bei den Staphyliniden zahlreiche Arten geschaffen worden.

Die hier bei *Lesteva* beobachtete Erscheinung ist durchaus nicht auf diese Gattung allein beschränkt. Sicher tritt sie auch bei *Geodromicus* und *Arpedium* auf; möglicherweise auch bei *Omalium* und anderen Gattungen. Das bekannteste Beispiel hierfür dürfte *Arpedium quadrum* Grav. und *A. alpinum* Fauv. sein.

DIE CERAMBYCIDEN-FAUNA JUGOSLAWIENS

RENÉ MIKŠIĆ

Institut za šumarstvo i drvnu industriju Sarajevo, Jugoslavija

Bisher bestand keine einzige die ganze Cerambycidenfauna Jugoslawiens behandelnde Monographie, wohl aber eine Reihe die Bockkäferfauna kleinerer Teile unseres Landes behandelnde faunistische Arbeiten.

Die erste systematische und faunistische Bearbeitung der Cerambyciden von Kroatien, Slawonien und Syrmien gab bereits Šlosser-Klekovski im Rahmen seines in kroatischer Sprache erschienenen Werkes „*Fauna kornjašah trojedne kraljevine*“ (Zagreb 1879). Natürlich ist dasselbe gegenwärtig ganz veraltet und kann nicht als Grundlage für eine moderne Bearbeitung dienen. Von Cerambyciden wurden 215 Arten angegeben.

Aus dem Ende des vorigen Jahrhunderts sind noch zwei Arbeiten zu erwähnen, beide in kroatischer Sprache: V. Apfelbeck, „*Cerambycidae*“ iz Bosne i Hercegovine od godine 1888—1899 (Glasnik Zemaljskog Muzeja Bosne i Hercegovine, II, pp. 196—203, Sarajevo 1891) und A. Langhoffer, *Prilozi entomološkoj fauni Hrvatske-kornjaši Hrvatske* (Rad Jugoslavenske Akademije znanosti i umjetnosti, CXLI, pp. 50—81, Zagreb 1899). Erstere Arbeit behandelte die Cerambycidenfauna von Bosnien und Herzegowina, die zweite jene von Kroatien und Slawonien. In der ersten wurden 162, in der zweiten 99 Arten angeführt.

Aus dieser Zeitperiode ist für die Kenntnis der Cerambycidenfauna von Vojvodina, Syrmien, Slawonien und Kroatien auch das Katalogwerk von D. Kuthy, „*Fauna regni Hungariae, Coleoptera*“ (Budapest 1896) von Bedeutung.

Am Anfang dieses Jahrhunderts erschienen zwei bemerkenswerte Arbeiten: G. Koča, *Popis tvrdokrilaca vinkovačke okolnie-Prilog fauni Hrvatske i Slavonije* (Glasnik Hrvatskog naravnog društva, XVII, pp. 1—96, Zagreb 1905) und J. Müller, *Cerambycidae Dalmatiae* (Verhandlungen der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft, pp. 653—695 Wien 1906). Koča behandelte die Fauna von Ostslawonien und gab 101 Arten an. Die schon ganz moderne Arbeit

Müllers behandelt Dalmatien und einen Teil des Küstenlandes der Crna Gora und führt 144 Arten an.

Im Zeitraum zwischen den beiden Weltkriegen erschienen wieder zwei Arbeiten. Im VI. Band seines die Käferfauna des nördlichen Teiles des kroatischen Küstenlandes, des benachbarten Teiles Istriens und der Kvarner-Inseln behandelnden Werkes „*I colleoteri della Liburnia*“ (Fiume 1926) bearbeitete G. Depoli die Cerambyciden, von welchen er 153 Arten angibt. Im VII. Band desselben Werkes (Fiume 1940) wurden in einem Nachtrag 2 Arten eliminiert und 16 neue beigelegt.

Im Jahre 1939 erschien in den *Annales Musei Serbiae meridionalis*, I, pp. 45—49 (Skopje 1939), die Arbeit von L. Heyrovsky „*Beitrag zur Kenntnis der Cerambyciden-Fauna der Kožuf planina und deren Vorgelände*“, in welcher aus Südmazedonien 54 Arten angegeben wurden.

Ein bedeutender Fortschritt wurde erst nach dem zweiten Weltkrieg erreicht. Zuerst ist hier das große und vorzügliche, die Käferfauna des jugoslawisch-italienischen Grenzgebietes behandelnde Werk J. Müllers „*I colleoteri della Venezia Giulia*“ zu erwähnen. Im II. Band (Jahr 1949—1953) wurden die Cerambyciden bearbeitet und 180 Arten angeführt. Die übrigen Arbeiten erschienen in Jugoslawien.

In seinem Buch „*Fauna šumske domene Majdanpek*“ (Beograd 1950) behandelte S. Živojinović die gesamte Insektenfauna von Majdanpek in Nordost-Serbien. Bockkäfer wurden 54 Arten angegeben. In demselben Jahr erschien im „*Glasnik Prirodnjačkog muzeja srpske zemlje*“ (ser. B, III/IV, pp. 343—357, Beograd 1950) die Arbeit von Ž. Adamović „*Zbirka Cerambycida u Prirodnjačkom muzeju srpske zemlje*“, in welcher ein Verzeichnis der *Prioninae* und *Cerambycinae* (ohne *Lepturini*) der Sammlung des Landesmuseums in Beograd gegeben wurde. Angeführt wurden 52 Arten, meist aus Serbien.

Zwei Jahre später — 1952 — erschien in Zagreb als Edition der Jugoslawischen Akademie der Wissenschaften das größte faunistisch-koleopterologische Werk Jugoslawiens „*Kornjaši Jadranskog primorja*“ von P. Novak, welches die Fauna von Dalmatien, der Kvarner-Inseln und des Küstenlandes der Crna Gora behandelt. Von *Cerambycidae* wurden 164 Arten angegeben.

Endlich erschienen in neuester Zeit noch 2 Arbeiten: R. Mikšić - S. Ognjeva, „*Prilozi poznavanju faune Cerambycida NR Bosne-Hercegovine*“ (Plant Protection, XXXIII, pp. 3—26, Beograd 1956) und J. Thurner, „*Beitrag zur Kenntnis der Insektenfauna Mazedoniens*“ (Fragmenta balcanica Musei Macedonici scientiarum naturalium, II, pp. 5—8, Skopje 1957). In der erstgenannten Arbeit wurden die *Prioninae*, *Cerambycinae* und *Lepturinae* von Bosnien und Herzegowina behandelt und 127 Arten angegeben — in der zweiten wurden 47 Arten aus Mazedonien angeführt.

Zerstreute faunistische Angaben bestehen auch in vielen anderen Arbeiten.

Auf Grund meiner Untersuchung des großen Materiales fast aller unserer Sammlungen und kritischer Durcharbeitung aller mir zugänglichen Literaturangaben verfaßte ich die jetzt in Druck gehende, das erstemal die Cerambyciden-Fauna ganz Jugoslawiens umfassende Arbeit „*Fauna strizibuba Jugoslavije*“. Das 178 Seiten umfassende Manuskript ist in serbo-kroatischer Sprache verfaßt, mit einer Zusammenfassung in deutscher Sprache. Bald abgeschlossen wird auch die gegen 450 Seiten umfassende Monographie „*Cerambycidae Jugoslavije*“. Alle folgenden Angaben fußen auf diesen Arbeiten.

Für Jugoslawien konstatierte ich auf Grund von mir untersuchten Materials 240 Bockkäferarten. Zuverlässige Literaturangaben bestehen noch für weitere 36 Arten, unsichere oder zweifelhafte überdies für 10 Arten.

Für Jugoslawien wurden bisher also zuverlässig 276 Bockkäferarten nachgewiesen. Diese Zahl wird in der Zukunft sicher anwachsen. Die Erforschung der Cerambycidenfauna Jugoslawiens ist noch bei weitem nicht abgeschlossen und bedeutende Teile des Landes sind cerambycidologisch noch ungenügend, manche fast gar nicht untersucht. Doch ist dieser Mangel vorläufig ohne gründliches Sammeln in den betreffenden Gebieten nicht zu beheben. Die Untersuchungsergebnisse in den einzelnen Volksrepubliken geben folgende statistische Übersicht:

Volksrepublik Slowenien: selbst untersucht 83 Arten. Zuverlässige Literaturangaben bestehen für weitere 87 Arten. Insgesamt 170 Arten.

Volksrepublik Kroatien: selbst untersucht 177 Arten. Zuverlässige Literaturangaben für weitere 45 Arten, für noch 13 Arten zweifelhafte Angaben. Sicher nachgewiesen wurden 2 Arten.

Volksrepublik Bosnien-Herzegowina: selbst untersucht 204 Arten. Für weitere 9 Arten bestehen zuverlässige und für 6 Arten unsichere Literaturangaben. Zuverlässig wurden 213 Arten nachgewiesen.

Volksrepublik Crna Gora: selbst untersucht 62 Arten. Für weitere 28 Arten bestehen zuverlässige und für 1 Art unsichere Literaturangaben. Zuverlässig wurden 90 Arten nachgewiesen.

Volksrepublik Serbien: selbst untersucht 108 Arten. Für weitere 31 Arten bestehen zuverlässige und für noch 5 Arten zweifelhafte Literaturangaben. Sicher wurden 139 Arten nachgewiesen.

Volksrepublik Mazedonien: selbst untersucht 61 Arten. Für weitere 50 Arten bestehen zuverlässige, für noch 3 Arten nicht ganz sichere Literaturangaben. Zuverlässig wurden 111 Arten nachgewiesen.

Die Artzahl wird für alle Republiken, besonders aber für Crna Gora, Serbien und Mazedonien in der Zukunft bedeutend anwachsen.

Die Cerambycidenfauna Jugoslawiens ist sehr artenreich, was besonders auf die günstige zoogeographische Lage unseres Landes zurückzuführen ist. Die biogeographische Lage, geomorphologischen und klimatischen Verhältnisse Jugoslawiens besprach ich im Rahmen meines am 11. Mai 1955 in Wien den Mitgliedern der „Arbeitsgemeinschaft österreichischer Entomologen“ abgehaltenen Vortrags „Die Scarabaeiden-Fauna Jugoslawiens“. Derselbe wurde in den „Entomologischen Berichten“, II, pp. 1—10, Wien 1955, publiziert.

Eine eingehende faunistische Analyse unserer Bockkäferfauna ist zur Zeit noch nicht möglich, besonders weil die allgemeine Verbreitung vieler Arten noch nicht genügend erforscht ist, was eine restlose Verteilung auf einzelne faunistische Gruppen unmöglich macht.

Die Hauptmasse unserer Bockkäferfauna bilden Arten mit sehr großem Areal, besonders ist bei uns das eurasisische Faunenelement reich vertreten. Es handelt sich um Arten, welche über das gemäßigte, primär bewaldete Gebiet des euroasiatischen Festlandes weit verbreitet sind, z. B. *Prionus coriarius*, *Tragosoma depsarium*, *Toxotus cursor*, *Gaurotes virginea* und viele andere. Solche Arten sind bei uns besonders in den Gebirgswäldern verbreitet, fehlen aber in den mediterranen Niederungen des Küstenlandes.

Die echten pontisch-pannonischen Faunenelemente werden von mehr oder minder xerothermen und steppikolen Arten gebildet, welche bei uns über die Ebenen des nördlichen Teiles, über Serbien und Mazedonien verbreitet sind. Hierher gehören besonders manche *Dorcadion*- und *Neodorcadion*-Arten.

Die echten Mediterran-Arten sind auf unsere mediterranen Gebiete beschränkt, solche sind z. B.: *Macrotoma scutellaris*, *Vesperus luridus*, *Oxypleurus nodieri*, *Icosium tomentosum* usw.

Die Zahl der endemischen Arten ist sehr gering, solche sind: *Parmena bicincta*, *Dorcadion kajmakčalanum*, *D. heyrovskyi*, *D. ljubotense*, *Pogonocherus neuhausi* und *Acanthocinus henschi*. Wahrscheinlich wird sich manche von diesen auch in den benachbarten Ländern nachweisen lassen. Größer ist die Zahl der endemischen Rassen und Unterrassen.

Zwei Arten — *Callidium antennatum* und *Neoclytus acuminatus* — wurden aus Nordamerika importiert, doch hat sich letztere Art bei uns schon längst ganz eingebürgert.

Über die vertikale Verbreitung liegen nur sehr wenig Angaben vor, doch können die Cerambyciden als ausgesprochen xylophage Tiere nicht die Baumgrenze überschreiten.

Am Ende muß ich bemerken, daß die Bockkäferfauna unserer eurasischen Gebiete im allgemeinen viel reicher als jene der rein mediterranen Gebiete ist — diese Erscheinung ist auffallend, doch bieten die oft ausgedehnten Bergwälder des erstgenannten Gebietes diesen Käfern günstigere Lebensbedingungen.

EINIGE BEMERKUNGEN ÜBER DAS VARIABILITÄTSPHÄNOMEN DER ARTEN DER GATTUNG POTOSIA MULS. (Coleoptera-Scarabaeidae)

RENÉ MIKŠIĆ

Institut za šumarstvo i drvnu industriju Sarajevo, Jugoslavija

Obwohl manche Arten der Gattung *Potosia* Muls. zu den veränderlichsten Cetoniden gehören, blieb das Variabilitätsphänomen dieser Käfer bis in die neueste Zeit vom Standpunkt einer den gegenwärtigen Stand der Entomosystematik entsprechenden Klassifizierung sehr wenig erforscht.

Die meisten *Potosia*-Varietäten wurden bereits bis zum Ende des vorigen Jahrhunderts beschrieben und benannt. Die letzte Revision der ganzen Gattung gab E. Reitter in seiner bekannten „Bestimmungs-Tabelle der Melolonthiden aus der europäischen Fauna und den angrenzenden Ländern“ (Best.-Tab. XXXVIII), Brünn 1898. Reiters Tabelle ist heute natürlich bereits ganz veraltet, aber — wegen des Mangels einer neueren — noch immer im allgemeinen Gebrauch. In derselben wurde auch eine ziemlich vollkommene Übersicht der damals bekannten und benannten *Potosia*-Varietäten gegeben, doch blieb die wahre systematische Natur derselben meist unbekannt, was zu einer großen Verwirrung in der Klassifikation (besonders bei *P. cuprea* Fab.) und als Folge eines solchen Zustandes zu zahllosen Fehldeterminationen in den Sammlungen führte. In der folgenden, mehr als ein halbes Jahrhundert umfassenden Zeitperiode wurde über die Systematik und das Variabilitätsproblem dieser schönen Käfer wenig wirklich Neues und kaum etwas Bahnbrechendes gebracht. Eine Reihe Autoren veröffentlichten die Beschreibungen einiger neuer Arten und einer mäßigen Zahl neuer Varietäten. Das Variabilitätsproblem der *P. cuprea* Fab. in Italien wurde von G. Leoni in seiner Arbeit „Contributo allo studio dei lamellicorni italiani“ (Rivista Coleotterologica Italiana, No. 8—12 und No. 2—3, 6—7. Jahr 1910—1911), jenes der *P. hungarica* Hrbst. in neuerer Zeit von S. I. Medvedev in der Arbeit „K sistematike i biologije vengerskoi bronzovki *Potosia hungarica* Hrbst. i bliskih k nei vidov“ (Entomologiceskoe obozrenie, XXIX, 1947, pp. 125—138) behandelt, doch kamen beide Autoren zu keinen ganz befriedigenden Resultaten.

Als ich im Laufe der vergangenen Jahre als Spezialist der Scarabaeiden unter anderen meine besondere Aufmerksamkeit dem Studium der Potosien widmete, in der Absicht, ein neues und natürlicheres System dieser Gattung auszubauen, unterzog ich auch das Variabilitätsproblem der einzelnen Arten einer eingehenden Untersuchung, welche zur Klärung der wahren systematischen Ergebnisse veröffentlichte ich in drei Arbeiten. Zuerst gab ich in dem „Beitrag zur Kenntnis der balkanischen *Potosia*-Arten“ („Plant Protection“, XXIII, pp. 1—44, Beograd 1954) eine Revision der Potosien der Balkanhalbinsel. In dem in drei Teilen erschienenen „Beitrag zur Kenntnis der paläarktischen Arten der Gattung *Potosia* Muls.“ (Acta Musei Macedonici scientiarum naturalium, I, pp. 97—130; 181—215 und VI, pp. 27—51. Skopje 1957—1959) veröffentlichte ich eine Revision der Untergattungen *Cetonischema* und *Eupotosia*. Es wurde die neue Untergattung *Foveopotosia* aufgestellt und die Untergattung *Netocia* Costa mit der Untergattung *Potosia* in sp. zusammengezogen. Außerdem gab ich eine — allerdings noch nicht ganz abgeschlossene — Bearbeitung der *Potosia cuprea*-Varietäten. Eingehend wurde auch die Systematik und Variabilität der Arten *P. famelica* Jans., *P. multifoveolata* Reitt., *P. angustata* Germ., *P. funebris* Gory., *P. aethiessoides* Reitt., *P. funesta* Mén., *P. morio* Fab., *P. judith* Rche., *P. kulabensis* Reitt., *P. bucharica* Curt. und *P. mandschuriensis* Schnürh. behandelt. Unlängst erschien meine Arbeit „Beiträge zur Rassenkenntnis der *Potosia hungarica* Hrbst.“ (Memorie della Società Entomologica Italiana, XXXVIII, pp. 215—228, Genova 1960). Weitere Beiträge sind in der Vorbereitung.

Das Variabilitätsstudium der Potosien ist recht interessant, aber mit manchen Schwierigkeiten verknüpft. Experimentale Untersuchungen mit lebendem Material über die Ererbtheit der einzelnen Merkmale, eventuale Kreuzungen usw., konnten nicht unternommen werden. Einerseits bieten diese Käfer wegen ihrer langen Entwicklungsdauer für solche Untersuchungen keine geeigneten Objekte, andererseits würde die Beschaffung des lebenden Untersuchungsmaterials aus den verschiedensten Teilen der paläarktischen Region auf größte Hindernisse stoßen und die Zucht selbst — wegen unserer mangelhaften Kenntnisse der Lebensweise — wenig Erfolg versprechen. Ich mußte mich daher auf die Untersuchung des, allerdings reichen, präparierten Materials und die statistische und biogeographische Analyse der Ergebnisse derselben beschränken. Außer dem gesamten Material unserer

Museen, meiner Spezialsammlung und der Sammlung des Museums G. Frey in Tutzing, wurden mir große Mengen von Potosia-Material vom Museum Senckenberg in Frankfurt am Main, dem hervorragenden Scarabaeiden-Spezialisten Herrn Dr. Sebö Endrödi in Budapest und den Museen in München, Bonn, Wien, Budapest, Stockholm und Warschau zugesendet.

Bedeutende Schwierigkeiten bildet oft die Tatsache, daß — besonders bei außer-europäischem Material — die Tiere der verschiedensten Sammlungen alle von denselben, nur wenigen und oft voneinander sehr entfernten Fundorten stammen.

Von der größten Wichtigkeit für das Studium dieser Käfer ist der Bau der männlichen Genitalorgane — ohne vergleichende Untersuchung derselben ist der Ausbau eines natürlichen, den gegenwärtigen Prinzipien der Entomosystematik gerechten Systems der Potosien, eine präzise Begrenzung der Arten und Beurteilung der wahren systematischen Natur mancher Varietäten heute nicht mehr denkbar. Nur auf Grund der alten, sich ausschließlich auf die äußeren morphologischen Merkmale stützenden Untersuchungsmethoden ist es hier ganz unmöglich, eine Ordnung zu schaffen und einen wissenschaftlichen Vorschnitt zu erreichen. Als Beispiel genügt, wenn ich bemerke, daß *P. fieberi* Kr. nur Grund des Paramerenbaues sicher als eigene Art von allen *P. cuprea*-Varietäten abzutrennen ist, ebenso wurde nur Grund der Untersuchung dieses Organes die Zugehörigkeit der *P. venusta* Mén. als Rasse zu der *P. speciosa* Ad. und die nahe Verwandtschaft der *P. koenigi* Reitt. mit der *P. affinis* And. nachgewiesen. Ebenso wichtig ist die biogeographische und statistische Durcharbeitung der morphologischen Untersuchungsergebnisse und das Studium der Übergangsformen zwischen den einzelnen beschriebenen und benannten Varietäten. Durch diese Untersuchungsmethoden kam ich z. B. zur Erkenntnis, daß die bisher als eigene Arten angeführten *P. funebris* Gory, *P. aethiessoides* Reitt. und *P. funesta* Mén. nur Rassen einer einzigen Art sind. Ebenso konnte ich beweisen, daß die von Medvedev für eine eigene Art gehaltene *P. ignisternum* Reitt. nur eine Rasse der *P. hungarica* Hrbst. bildet usw.

Die Variabilitätsbreite schwankt bei den einzelnen *Potosia*-Arten in sehr verschiedenen Grenzen — bei manchen, z. B. bei *P. fieberi* Kr., *P. opaca* Fab., *P. bogdanovi* Sols. usw., ist sie verhältnismäßig gering, bei anderen, wie z. B. bei der *P. cuprea* Fab. oder *P. hungarica* Hrbst., ungeheuer groß, so daß die extremen Varietäten, nebeneinander gestellt, durchaus unähnlich sind und den Eindruck ganz verschiedener Arten bilden. Andererseits bestehen bei verschiedenen Arten, welche durchaus nicht nahe verwandt sein müssen, parallele Varietäten, so entspricht z. B. chromatisch die *P. angustata* Germ. ab. *müller* Reitt. ganz der *P. affinis* And. ab. *cupreonigra* Reitt., die *P. aeruginosa* Drury ab. *aureo* *cuprea* Muls. der *P. affinis* And. ab. *pyrochroa* Reitt. usw. Von der west- und zentral-mediterranen *P. morio* Fab. beschrieb ich eine nur in Südfrankreich, der südlichen Schweiz und Südtirol häufige ab. *cupriventris* — eine derselben ganz analoge, bisher nicht benannte Varietät tritt vereinzelt und nur in Griechenland bei der vikarianten ost-mediterranen *P. vidua* Gory auf. Auch in der Variabilität der weißen Tomentzeichnung besteht bei beiden Arten eine große Übereinstimmung. Noch interessanter ist die Tatsache, daß in Syrien und Palästina von drei ganz verschiedenen und sogar verschiedenen Untergattungen angehörenden Arten ganz analoge, durch zweifarbige Körperoberseite ausgezeichnete Varietäten, welche in diesen Ländern Rassen- oder wenigstens Unterrassen charakter besitzen, auftreten. Kopf, Halsschild und Schildchen sind verschiedenartig getönt, rot- oder purpurgoldig, die Flügeldecken hingegen verschiedenartig grün. Diese Varietäten sind: *P. speciosa* ssp. *jousselini* Gory, *P. affinis* nat. *pyrodera* Reitt. und *P. cuprea* ssp. *ignicollis* Gory.

Bemerkenswert ist die Erscheinung, daß manche Varietäten einiger stark veränderlicher Arten zuweilen ganz anderen Arten sehr ähneln, so z. B. die *P. cuprea* ssp. *transfus* Schauf. und ssp. *incerta* Costa oft sehr der *P. fieberi* Kr., *P. cuprea* ssp. *ignicollis* Gory.

der *P. affinis* nat. *pyrodera* Reitt., *P. affinis* nat. *pseudospeciosa* Mikš. der *P. speciosa* Ad., *P. hungarica* ssp. *mongolica* Reitt. der *P. karelini* Zoubk. usw. Von dem gewöhnten Begriff, daß „ähnlich“ auch „nahe verwandt“, hingegen „unähnlich“ als „nicht nahe verwandt“ bedeutet, muß man sich bei dem Studium der Potosien ganz befreien. Natürlich bezieht sich diese Ähnlichkeit nur auf Merkmale, wie Farbe, Zeichnung, Skulptur und Glanz, aber eben diese bedingen das Aussehen des Tieres.

Die Variabilität der *Potosia*-Arten äußert sich besonders in der, allerdings oft sehr großen Veränderlichkeit der Farbe und hellen Tomentzeichnung — falls letztere überhaupt vorhanden ist, da auch konstant zeichnungslose Arten bestehen — seltener im Glanze der Oberseite des Körpers, in der Skulptur, Bildung des Mesosternalprocessus usw. Der Bau der männlichen Genitalorgane ist — wie ich bereits bemerkte — für die Systematik der Potosien von größter Wichtigkeit, bietet aber innerhalb der Art für die Rassendifferenzierung im allgemeinen — bei der *P. speciosa* Ad. ausgenommen — kaum einen Stützpunkt. Ich muß hier bemerken, daß das Bestehen oder Mangeln weißer Kniemakeln — ein Merkmal, welches Reitter für artspezifisch hält — bei der *P. cuprea* Fab. nur höchstens als Rassencharakter gelten kann. Reitter teilt in seiner Bestimmungstabelle die Arten der Untergattung *Potosia* in sp. nach diesem Merkmal in zwei Gruppen, was auch von den neueren Autoren verschiedener Lokalfaunen kritiklos übernommen wurde. *P. cuprea* Fab. gehört zu den Arten mit weißen Kniemakeln, was allerdings für die meisten Rassen dieser am weitesten verbreiteten und wohl veränderlichsten *Potosia*-Art zutrifft. Doch mangeln bei den mediterranen Rassen *cuprea* typ., *incerta* Costa und *ignicollis* Gory weiße Kniemakeln meist, bei der Rasse *ikononovi* Mikš. wahrscheinlich sogar immer. Die Größe des Mesosternalprocessus wird von Reitter ebenfalls für ein artcharakteristisches, die Struktur desselben sogar für ein Untergattungen trennendes Merkmal gehalten. Der Mesosternalprocessus ist bei den Arten der Untergattung *Potosia* in sp. im Sinne Reiters glatt und kahl, bei der Untergattung *Netocia* Costa hingegen mehr oder minder grob punktiert und behaart. *P. cuprea* Fab. wird von Reitter zu den *Potosia* in sp.-Arten mit großem, stark vortretendem Mesosternalprocessus gestellt. Wie ich bereits in meinem „Beitrag zur Kenntnis der paläarktischen Arten der Gattung *Potosia* Muls.“ nachgewiesen habe, ist diese Einteilung unhaltbar. Bei den Rassen *splendidula* Fald., *caucasica* Kol., *marginicollis* Ball., *metallica* Hrbst. und *daurica* Mots. der *P. cuprea* Fab. ist der Mesosternalprocessus deutlich kleiner, weniger vortretend und bei den beiden letztgenannten Rassen ausgesprochen punktiert und zuweilen sogar behaart. Ein ähnlicher Fall, doch in entgegengesetzter Richtung, besteht bei *P. morio* Fab., welche als eine Art der Untergattung *Netocia* Costa im Sinne Reiters normal einen kleinen, nicht vorspringenden und grob punktierten Mesosternalprocessus besitzt. Doch ist derselbe bei der nordwestafrikanischen Rasse ssp. *eyrovskyi* Balth. größer, stärker vortretend und überwiegend glatt.

Ein großer Teil der *Potosia*-Varietäten tritt zu gleicher Zeit und am gleichen Ort mit Exemplaren, welche wir für die betreffende Art als „normal“ betrachten, auf, doch in Linderzahl; sie sind durch Übergangsexemplare mit der sogenannten „typischen Form“ und anderen am selben Ort auftretenden Varietäten der Art verbunden. Solche „fluktuierende Varietäten“ sind als Aberrationen zu klassifizieren. Die Abweichung von der „typischen Form“ kann sich in einem auffallenden Merkmal, z. B. der Farbe, oder in einer Kombination von mehreren Merkmalen bei demselben Tier äußern. Wie gewaltig diese Variabilität sein kann, konnte ich mich im kroatischen Küstenland bei Novi Vinodolski an der dort sehr gemeinen *P. cuprea* ssp. *obscura* And. überzeugen: auf derselben Blüte saßen oft nebeneinander verschieden gefärbte, weiß gezeichnete und zeichnungslose, große und kleine, relativ glatte und grob skulptierte Individuen, so daß die extremen Exemplare, nebeneinander gestellt, wie ganz verschiedene Arten aussehen!

Den Aberrationen gegenüber stehen jene Varietäten, welche ausschließlich in einem bestimmten Gebiet innerhalb des Areals der Art auftreten und in demselben die einzige

oder wenigstens dominante Form der betreffenden Art bilden. Solche Varietäten müssen für Rassen (Subspecies) oder wenigstens Unterrassen (Natio) gehalten werden. Natürlich können auch die Rassen innerhalb ihres Areals und innerhalb der Rassenmerkmale Aberrationen bilden. In den Grenzgebieten zwischen den Arealen zweier Rassen müssen dieselben durch Übergangsformen verbunden sein.

In der Tat gestalten sich diese scheinbar recht einfachen Verhältnisse oft viel verwickelter, da nicht selten im Gebiet einer Rasse als Aberrationen Varietäten auftreten, welche praktisch in ihren Eigenschaften Exemplaren einer ganz anderen, entfernten Rasse gleichen. Die *P. cuprea* Fab. tritt z. B. in Frankreich (besonders im südlichen Teil) und in Spanien in der Rasse ssp. *rubrocuprea* Muls. auf. Doch treten vereinzelte, den normalen Exemplaren dieser Rasse praktisch ganz gleiche Individuen als seltene Aberrationen im Gebiet der balkanischen Rasse ssp. *obscura* And. auf. Das Areal beider Rassen wird durch das Areal der typischen *cuprea* Fab. und der ssp. *metallica* Hrbst. getrennt. Die *rubrocuprea*-artigen Balkantiere können also mit der echten ssp. *rubrocuprea* Muls. keinen Zusammenhang haben und die Ähnlichkeit ist nur eine zufällige. Von mir wurden solche Stücke ab. *olivaceorubra* benannt. Eine ähnliche Erscheinung besteht auch bei der syrisch-palästinischen Rasse ssp. *ignicollis* Gory, in welcher einzelne, der italienischen typischen *cuprea* Fab. sehr ähnliche Tiere auftreten — wieder ist das Areal beider Rassen sehr breit getrennt und die *cuprea*-artigen syrischen Tiere haben mit der echten italienischen typischen *cuprea* Fab. sicher keinen näheren Zusammenhang. Ein ganz anderer Fall besteht z. B. in Ungarn, wo vielfach zusammen neben einer Übergangsform zwischen den Rassen ssp. *metallica* Hrbst. und ssp. *obscura* And. auch Individuen, welche vollkommen einer der beiden genannten Rassen entsprechen, auftreten. Hier besteht auf einem breiten Raum eine Mischung beider Rassen, der mitteleuropäischen bis zentralsibirischen ssp. *metallica* Hrbst. und der balkanischen ssp. *obscura* And. Vereinzelte Exemplare der ssp. *obscura* And. treten sogar noch in Böhmen auf. Eine präzise Determination der *P. cuprea*-Varietäten verlangt — ebenso wie bei der Gattung *Carabus* — eine gründliche Kenntnis des Variabilitätsphänomens dieser Art.

SPEZIATION BEI DEN RHIZOTROGINI ALS FOLGE TAGESZEITLICHER SONDERUNG

Dr. GUIDO NONVEILLER

Landwirtschaftliche Fakultät — Zemun

Das bei mehreren in Serbien verbreiteten *Rhizotrogini*-Arten (Fam. *Scarabaeidae* *Coleoptera*) durchgeführte Studium der Biologie des Imaginalstadiums (Nonvll., 1960) zeigte, daß das Verhalten des Käfers im Laufe seiner alltäglichen Schwärmperiode artspezifisch ist, was bei dieser Insektengruppe nicht nur zur Klärung systematischer Probleme, sondern auch für die Frage der Rassen- und Artbildung von Bedeutung sein kann.

So wurde festgestellt, daß das Schwärmen entweder in den frühen Morgenstunden, im Laufe des Vor- oder des Nachmittags, in der Dämmerung oder nachts, also zu verschiedenen Tageszeiten stattfindet. Es ist jedoch charakteristisch, daß die Schwärmperiode jeder Art in eine für sie spezifische Tageszeit fällt, was das Resultat einerseits endogener Impulse, andererseits der arteigenen Reaktion auf äußerliche Einflüsse ist. Von diesen Faktoren hängen hauptsächlich der Beginn und die Dauer des täglichen Schwärmens ab.

Jede Art zeichnet sich außerdem auch durch eine Reihe anderer Eigenschaften aus, die mit dem Schwärmen verbunden sind. Die genaue Untersuchung von in Serbien auftretenden Arten ergab, daß die *Rhizotrogini* unserer Fauna in dieser Beziehung in zwei gut begrenzte, homogene Gruppen zerfallen.

Die Vertreter der ersten Gruppe, die in Serbien *Miltotrogus pilicollis* Gyl., *M. vernus* Germ., *Rhizotrogus aestivus* Ol., *Amphimallon solstitialis* L. und *A. burmeisteri* Brsk. umfaßt, erscheinen in der Abenddämmerung. Das Schwärmen der ganzen Population einer Art auf einem Biotop beginnt fast gleichzeitig bei einer bestimmten Lichtintensität. Wahrscheinlich ist aber für die Auslösung des Schwärmfluges nicht das ganze, für unser Auge sichtbare Spektrum maßgebend, sondern die Intensität nur eines Teiles desselben. Das Schwärmen ist relativ kurz, da es nur 20—30 Minuten oder höchstens eine dreiviertel Stunde dauert, und endet, wenn die Lichtintensität bis zu einem bestimmten Grade abgenommen hat, ebenso plötzlich wie es begonnen hat. Die Käfer dieser Gruppe erscheinen daher Abend für Abend ungefähr zur gleichen Zeit. Unter dem Einfluß der Skototaxie, worunter man nach Dietrich (1931) die Orientierung zu einem dunklen Punkte, der sich von einem helleren Hintergrund abhebt, versteht, fliegen sie um Baumkronen. Wenn das Schwärmen aufhört, verbleibt ein Teil der Käfer auf den Bäumen. Hier fressen sie während der Nacht an den Blättern und fliegen beim Morgengrauen weg, um sich in die Erde oder unter Laub zu verkriechen, wo sie, völlig inaktiv, bis zur nächsten abendlichen Aktivitätsperiode verbleiben. Der übrige Teil der Population verschwindet dagegen gleich nach Beendigung seiner Dämmerungsaktivität.

In die zweite Gruppe gehören jene Arten, die während des Tages, sowie solche, die nachts schwärmen, die also entweder bei vollem Tageslicht oder in der Dunkelheit aktiv sind. Hierzu zählen wir in Serbien *Miltotrogus aequinoctialis* Hbst., *Amphimallon assimilis* Hbst., *A. caucasicus* Gyll., *A. solstitialis* ssp. *matutinalis* Nonvll. und *Miltotrogus nocturnus* Nonvll. Bei diesen Arten erscheinen die Käfer einer Population auf einem Biotop nicht gleichzeitig, sondern allmählich und außerdem fällt der tägliche Schwärmbeginn im Laufe der Flugperiode nicht auf denselben Zeitpunkt, sondern die Käfer erscheinen manchmal früher und manchmal später. Es konnte noch nicht geklärt werden, auf welche äußeren Einflüsse der Beginn und das Ende ihres Schwärmens zurückzuführen sind, insofern hier solche Faktoren überhaupt eine entscheidende Rolle spielen. Es ist außerdem charakteristisch, daß die Arten dieser Gruppe relativ lang schwärmen, meistens mehrere Stunden. Sie fliegen nahe der Erde, was darauf zurückzuführen ist, daß sich tagsüber oder nachts, keine dunklen Silhouetten von einem hellen Hintergrund abheben, von welchen ein Reiz ausgeht, wie dies während der Aktivität der Dämmerungsschwärmer der Fall ist. Aus diesem Grunde tritt die entsprechende Taxie nicht auf. Nach Beendigung der täglichen Schwärmperiode, die, ebenso wie sie begonnen hat, auch nur allmählich endet, zieht sich die ganze Population in Verstecke zurück. Die Käfer nehmen also keine Nahrung auf, was in einer interessanten Wechselbeziehung zu der eben besprochenen Flugart steht.

Innerhalb jeder der angeführten zwei Gruppen unterscheiden sich die einzelnen Arten hauptsächlich durch den Zeitpunkt ihres Schwärmbeginnes und durch die tägliche Schwärmdauer. Spezifisch für jede Art scheint auch die Dauer der Flugperiode zu sein, die 4 bis 6 oder noch mehr Wochen umfassen kann.

Die angeführten Ergebnisse ermöglichen unter anderem, daß in dieser Insektengruppe auch biologisch-ökologische Eigenschaften bei der Charakterisierung der Arten verwertet werden können, wodurch man ähnliche Arten bedeutend besser unterscheiden kann, als wenn man sich nur ihrer Morphologie bedient. Auf diese Weise können schwierige Probleme der *Rhizotrogini*-Systematik geklärt werden. Dieselben Resultate weisen aber auch gleichzeitig auf die Wege der Speziation bei dieser Käfergruppe hin.

In dieser Beziehung ist *Amphimallon assimilis* Hbst. von besonderem Interesse. Diese Art hat eine große Verbreitung und ist sehr variabel, so daß von ihr mehrere Varietäten beschrieben wurden, die in verschiedenen Gebieten, aber sonderbarerweise gemeinsam mit der typischen Form auftreten. Da im Südosten Jugoslawiens zwei Formen vorkommen, die typische sowie die var. *burmeisteri* Brsk., so konnten wir gewisse Fragen ihrer Morphologie und Ökologie einer gründlichen Untersuchung unterwerfen. Es wurde festgestellt, daß die Populationen der beiden Formen getrennt auftreten, obwohl sie auch auf demselben Biotop anzutreffen sind. Während aber die var. *burmeisteri* in der Dämmerung schwärmt und sich daher durch alle jene ökologischen und physiologischen Eigenschaften auszeichnet, die für die Arten der ersten Gruppe charakteristisch sind, erscheint der typische *assimilis* in den frühen Nachmittagsstunden und unterscheidet sich daher ökologisch und physiologisch klar von der erstgenannten Form. Es hat sich außerdem gezeigt, daß sich die zwei Formen morphologisch weit mehr unterscheiden als bisher in ihren Beschreibungen zum Ausdruck kam (Nonvll., 1959). Wir haben daher zwei physiologisch, ökologisch und morphologisch deutlich differenzierte Arten vor uns, die jedoch zweifellos sehr nahe verwandt sind, was auch ihr Adäagus-Bau zeigt. Noch eine andere Varietät von *assimilis*, die var. *fulvicornis* Er., die aus Norditalien bekannt ist, wird wahrscheinlich als eigene Art aufzufassen sein, da sie am frühen Morgen schwärmt, also zu einer anderen Tageszeit als ihre beiden oben genannten Verwandten.

Aus dem Gesagten ist ersichtlich, daß *Amphimallon assimilis* mit seinen „Varietäten“ eigentlich eine Gruppe von Arten darstellt, die nahe verwandt und morphologisch sehr ähnlich sind, die aber in bezug auf die tägliche Schwärmperiode und die anderen damit zusammenhängenden physiologischen und ökologischen Eigenschaften klar getrennt werden können. Man kann annehmen, daß sie sich auf Grund von Unterschieden gebildet haben, die in der täglichen Schwärmperiode innerhalb einer in dieser Beziehung anfänglich einheitlichen Population auftraten, wodurch in der Folge eine Differenzierung derselben eintreten konnte.

Zur Klärung der hier angeführten Probleme ist *Amphimallon solstitialis* L. ebenfalls von besonderem Interesse. Diese Art hat eine noch größere Verbreitung als die vorher besprochene, da sie von Skandinavien und England bis nach Sibirien und der Mongolei reicht. Sie ist noch weit mehr variabel und zeigt eine ausgesprochene Tendenz zur morphologischen und wahrscheinlich auch ökologischen Differenzierung, was darauf hindeuten könnte, daß es sich um eine relativ junge Form mit noch wenig stabilisierten Eigenschaften handelt. Insofern diese Differenzierung auf Grund von geographischer Isolierung auftritt, kommt es zur Bildung von Rassen. Bei dieser Art wurden bisher etwa zwanzig Rassen beschrieben, doch könnte ihre Zahl noch bedeutend vergrößert werden. Diese morphologisch mehr oder weniger definierbaren geographischen Rassen und wahrscheinlich auch sogar Populationen innerhalb derselben, unterscheiden sich untereinander sicher auch durch ihre ökologischen Eigenschaften, z. B. durch ihre Anpassung an eine bestimmte Umgebung. So ist es möglich, daß sich die Populationen dieser Art, die man z. B. in Dalmatien unmittelbar neben der Küste antrifft, ökologisch von jenen unterscheiden, die unweit davon vorkommen, aber in den Gebirgen des Dinarischen Systems manchmal bis 2500 m Höhe. In diesem Falle wird es sich schwerlich um Vertreter ein und derselben Form handeln, die so ausgesprochen eurytop wäre (bei einer Art, die sich geographisch so extrem differenziert). Leider wurden bisher in dieser Beziehung systematische Untersuchungen nicht durchgeführt. Wir haben schon einmal auf diesen Fragenkomplex hingewiesen (Nonvll., 1955) und unlängst hat auch Schweiger (1958) dasselbe Problem angeschnitten.

Mit dieser Art sind zwei andere verwandt, *Amphimallon ochraceus* Knoch und *A. fallax* Gyll., die sich aber von ihr morphologisch wenig unterscheiden, so daß sie von einzelnen

Systematikern nur als Varietäten von *solstitialis* aufgefaßt werden, während andere Entomologen sie doch als selbständige Arten betrachten. Es ist jedoch charakteristisch, daß die beiden erstgenannten in der Frühe fliegen, während *solstitialis* ein Dämmerungsschwärmer ist. Daraus folgt, daß *solstitialis*, *ochraceus* und *falleni* (die systematische Stellung der beiden letzten zueinander ist noch nicht völlig geklärt) eine Gruppe von verwandten Arten darstellen, welche sich wahrscheinlich ebenfalls zuerst auf ökologischer Basis differenziert haben, und zwar auch in diesem Falle auf Grund von Unterschieden in der täglichen Schwärmperiode.

Für die Frage der Rassenbildung bei den *Rhizotrogini* und zugleich als Bestätigung des oben angeführten, stellt eine Population von *solstitialis*, die wir in Ostserbien (Homolje) auffanden, vielleicht den interessantesten Fall dar. Sie schwärmt in der Frühe, also zu einer anderen Tageszeit, als sie für *solstitialis* charakteristisch ist. Es bestehen aber bei ihr, im Vergleich zur typischen Form, keine feststellbaren morphologischen Unterschiede. Diese Population hat sich augenscheinlich vom typischen *solstitialis* (im selben Gebiet konnten wir diesen bisher nicht feststellen) durch den Tagesabschnitt, in welchem ihre Schwärmperiode stattfindet, getrennt. Dies ist wahrscheinlich vor relativ nicht allzulanger Zeit erfolgt, da ihre inzwischen eventuell eingetretene Differenzierung in morphologischer Hinsicht nicht erfaßbar ist. Es scheint, als ob wir in diesem Falle eine neue Form aus der Gruppe *solstitialis* „in statu nascendi“ vor uns hätten. Jedenfalls stellt sie eine eigene ökologische Rasse dar, *ssp. matutinalis* Nonvll. (1960).

Aus den oben angeführten Beispielen läßt sich zusammenfassend hervorheben, erstens, daß bei den *Rhizotrogini*, besonders in der Gattung *Amphimallon*, mehrere Gruppen von morphologisch sehr ähnlichen Arten bestehen, was einerseits auf ihre nahe Verwandtschaft hinweist und andererseits, zusammen mit anderen Momenten, von ihrem nicht allzu großem Alter zeugt. Zweitens sind bei einigen dieser Arten zahlreiche Rassen beschrieben. Es kann daraus geschlossen werden, daß die morphologischen und ökologischen Eigenschaften dieser Insekten nicht sehr stabilisiert sind. So kann man bei ihnen eine ausgesprochene Tendenz zur physiologisch-ökologischen und morphologischen Differenzierung der Populationen, d. h. zu ihrem Divergieren feststellen. Die oben angeführten Beispiele lassen zugleich die Voraussetzung zu, daß bei den *Rhizotrogini* die Spaltung der Populationen und die darauffolgende Isolierung der so entstandenen Formen auf Grund von Unterschieden vor sich gehen, die in der Tageszeit des Schwärmaufbaues entstanden sind. Zwei Populationen, die im selben Gebiet und sogar auf demselben Biotop vorkommen, sind in genügender Weise voneinander isoliert, wenn sie innerhalb eines 24-Stunden-Zyklus zu verschiedenen Tagesabschnitten schwärmen. Auf diese Weise ist die Möglichkeit zur Bildung neuer Formen, Rassen und Arten gegeben. Man kann daher feststellen, daß die Unterschiede in der täglichen Schwärmperiode bei manchen *Rhizotrogini* eine bedeutende Rolle in der Isolierung der Populationen spielen und daß sie zur Bildung neuer Formen, d. h. zu ihrer Speziation führen können.

L I T E R A T U R

- DIETRICH, W. (1931): Die lokomotorischen Reaktionen der Landasseln auf Licht und Dunkelheit. — Ztschft. wiss. Zool., 138, pp. 187—232. — NONVEILLER, G. (1955): Aperçu sur les problèmes des Hannetons en Yougoslavie. — Plant Protection, Beograd, Nr. 29, pp. 35—55. — NONVEILLER, G. (1959): *Amphimallon assimilis* Hbst. und das Problem seiner Varietäten. — Plant Protection, Nr. 51, pp. 119—131. — NONVEILLER, G. (1960): Les caractères biologiques de l'adulte des Petits Hannetons (*Rhizotrogini*, fam. *Scarab.*, *Coleopt.*) avec un aperçu sur le rôle des facteurs dont dépend son vol. — Biblioteka Arhiva za poljoprivredna nauka, Beograd. — NONVEILLER, G. (1960): *Amphimallon solstitialis* *ssp. matutinalis* nov. (in Vorbereitung). — SCHWEIGER, H. (1958): Auftreten und Verbreitung von schädlichen Lamellicorniern in Oesterreich, in Horion: Faunistik der mitteleuropäischen Käfer, VI. — Ueberlingen-Bodensee.

DER ÄDÄAGUS-BAU DER RHIZOTROGINI (Fam. Scarabaeidae, Coleoptera)

Dr. GUIDO NONVEILLER

Landwirtschaftliche Fakultät — Zemun

Sharp & Muir (1912) haben in ihrer Arbeit über die vergleichende Anatomie des männlichen Begattungsorgans der Koleopteren gezeigt, daß sich die *Scarabaeidae* durch einen Mittellappen (median lobe) auszeichnen, dessen chitinierte Teile reduziert sind und der im Innern einer von den Parameren und dem Basalstück gebildeten Röhre liegt, sowie durch einen stark entwickelten, während der Begattung ausstülpbaren Innensack, weshalb sie dieser Familie im System der Koleopteren eine besondere Stelle einräumten. Unter anderem hatten diese Autoren auch Vertreter der *Melolonthinae*, so z. B. *Melolontha melolontha* L. und *Amphimallon solstitialis* L., untersucht und führen an, daß der Bau ihrer männlichen Genitalia dem für die ganze Familie charakteristischen Typus entspricht.

Wir hatten jedoch Gelegenheit festzustellen, daß dies nicht bei allen *Melolonthinae* zutrifft, und zwar stellte es sich heraus, daß bei der Tribus der *Rhizotrogini* abweichende Bautypen auftreten. Veranlaßt durch die Entdeckung einer neuen *Miltotrogus*-Art (Nonvll., 1958), deren Ädäagus von dem für die *Scarabaeidae* angegebenen Schema verschieden war, und zwar in bezug auf die im Innern des Organs gelegenen Teile (Mittellappen und Innensack; übrigens entsprach er auch nicht dem Bau, der für die Gattung *Rhizotrogus* s. str. charakteristisch ist, auf was uns freundlicherweise H. René Mikšić, Sarajevo, aufmerksam machte), unterzogen wir das männliche Kopulationsorgan einer größeren Reihe von Vertretern der *Melolonthinae* einer Untersuchung, deren bisherige Ergebnisse hier teilweise wiedergegeben werden sollen.

Vorausgeschickt muß werden, daß die Systematik dieser großen Käfergruppe ziemlich vernachlässigt ist. So fehlt es an einer zusammenfassenden Bearbeitung. Darüber hinaus wird die systematische Stellung einzelner Gruppen von den Autoren nicht einheitlich aufgefaßt. Dieser Umstand stellte unseren Untersuchungen, deren Zielsetzung beschränkt war, ziemliche Schwierigkeiten in den Weg.

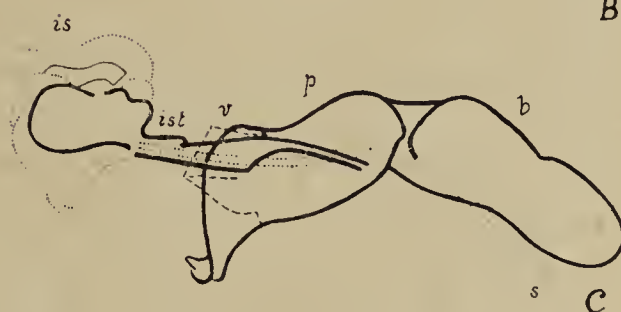
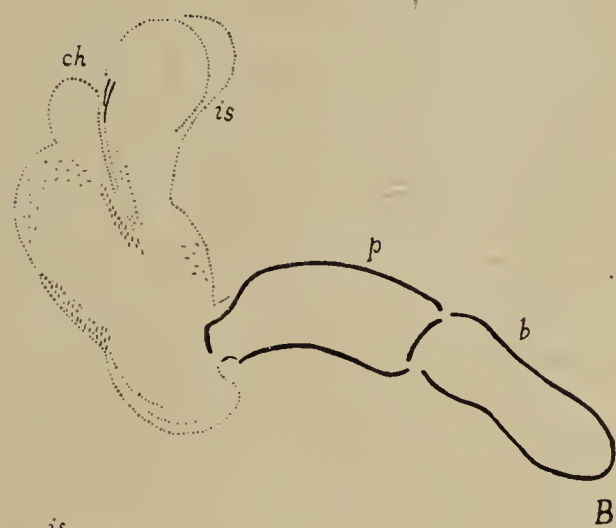
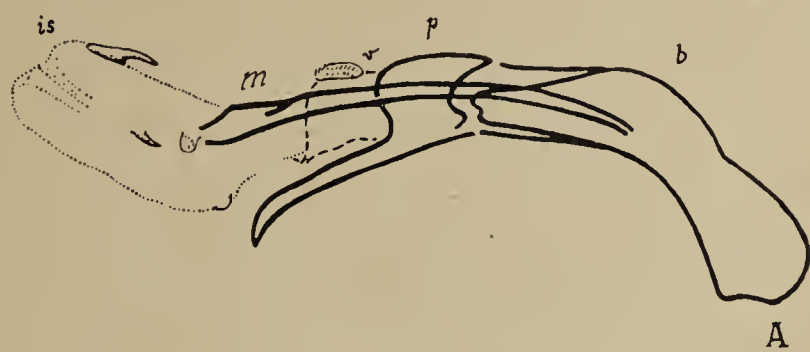
In bezug auf den Ädäagus-Bau der *Melolonthinae* konnte festgestellt werden, daß derselbe bei allen untersuchten Vertretern der *Melolonthini* (einschließlich der Subtribus *Leucopholina*, *Diplotaxina*, *Schizonychina* und *Enarina*¹ und der *Heptophyllini* demjenigen entspricht, der für die Familie der *Scarabaeidae* charakteristisch ist. Der Mittellappen ist bei diesen Käfern wenig chitiniert und zusammen mit dem stark entwickelten Innensack im Innern der Parameren und des Basalstückes gelegen.

Bei den *Rhizotrogini* dagegen, von denen wir bisher etwa zwei Drittel der paläarktischen Gattungen untersuchen konnten, wurden drei verschiedene Bautypen festgestellt, wobei die einzelnen davon bei Gattungen und sogar Untergattungen anzutreffen sind, die sich zerstreut im heutigen System der Tribus befinden.

Bei einer größeren Reihe von Gattungen bzw. Untergattungen zeigt der Ädäagus jenen Bau, der für die *Melolonthinae* und überhaupt für die *Scarabaeidae* typisch ist (Abb. 1, A). Auch hier ist der Mittellappen in seinen chitinierten Teilen reduziert und der Innensack groß. Beide sind in der Ruhelage im Innern der anderen Ädäagus-Teile gelegen. Der Innensack weist bei vielen Vertretern verschieden gestaltete chitinierte Gebilde auf. Es sind dies die Gattungen und Untergattungen: *Holotrichia*, *Chioneosoma*, *Pseudotrematodes*, *Dasytrogus*, *Metabolus*, *Xanthotrogus*, *Madotrogus*, *Miribida* und *Sophrops*.

¹ Medvedev (1951) stellt die ersten drei zu den *Rhizotrogini*, während sie Reitter als eigene Gattungsgruppen auffaßte (1902).

Eine zweite Gruppe zeichnet sich dadurch aus, daß der Mittellappen vollkommen reduziert ist, während der Innensack unverändert groß bleibt (Abb. 1, B). Die Verbindungshaut, die bei den *Scarabaeidae* den Mittellappen an die Parameren bindet, ist deswegen auch verschwunden. Dieser Ädäagus-Bau ist bei *Rhizotrogus* s. str., *Pseudoapterogyna*, *Geotrogus*, *Amphimallon* s. str. und *Monotropus* anzutreffen. Es ist nicht ausgeschlossen, daß ein chitinisiertes, spangenähnliches Gebilde am Innensack, auf den Mittellappen zurückzuführen ist. Dieses befindet sich in Form von zwei dünnen, anfangs mehr oder weniger parallel verlaufenden, am vorderen Ende miteinander verbundenen Leisten weit vorne am (ausgestülpten) Innensack (Abb. 1, B, ch). In einzelnen Fällen sind sie ziemlich kräftig entwickelt (*Geotrogus dispar* Buqu.) und dann sehr an einen stark reduzierten Mittellappen erinnernd, im anderen Extrem fehlt die Spange vollkommen (z. B. *Rhizotrogus grassi* Main sowie bei der Gattung *Monotropus*).



Ädäagus (mit ausgestülptem, bzw. geschwelltem Innensack) von *Dasytrogus transcaspicus* Brsk. (A), *Rhizotrogus aestivus* Ol. (B) und *Monotropus aequinoctialis* St. (C).

— Basalstück; ch — chitinisiertes Gebilde am Innensack; is — Innensack; ist — Innenstück; m — Mittellappen; p — Parameren; s — Samenleiter; v — Verbindungshaut.

Der Ädäagus dieser zweiten Gruppe muß also als eine weitere Etappe in der bei den *Scarabaeidae* begonnenen Reduktion des Mittellappens angesehen werden. Auch andere Momente zeugen davon, daß es sich um eine relativ junge *Rhizotrogini*-Gruppe handelt, die innerhalb der Tribus nicht nur phylogenetisch, sondern wahrscheinlich auch dem Zeitpunkt ihrer Entstehung nach nicht so alter Abstammung sein kann. Dafür spricht der Charakter ihrer geographischen Verbreitung, die schwache morphologische Differenzierung der Arten untereinander, die sich auch im Ädäagus-Bau wenig unterscheiden, weiter die große Variabilität der meisten Arten, die darauf hinweist, daß ihre morphologischen und, wie wir gezeigt haben (Nonvll., 1959, 1960 a), auch ökologischen Eigenschaften noch nicht stabilisiert sind.

Von den angeführten Gattungen bilden *Rhizotrogus* s. str., *Amphimallon* s. str. sowie die von diesen direkt abzuleitenden *Pseudoapterogyna*, die wiederum die Gattung *Geotrogus* ergeben haben (Peyerimhoff, 1949), eine nahe verwandte Gruppe, während die

Gattung *Monotropus*, die reicher als die übrigen mit sekundären Merkmalen ausgestattet ist und bei welcher nähere Beziehungen zu anderen Gattungen nicht so leicht ersichtlich sind, auch wegen ihrer aberranten Fühlergliederzahl, des Baues des Kopulationsorgans und ihrer diskontinuierlichen Verbreitung, eine besondere Stelle im System einnimmt.

Bei einer dritten, ziemlich zahlreichen Gruppe endlich, weist der Ädäagus dort, wo sich sonst der Mittellappen befindet, ein mehr oder weniger stark chitinisierendes Gebilde auf, das meistens aus der Öffnung hervorsticht, die sich an der Paramerenspitze befindet. Dieser chitinierte Teil ist oft von ziemlichem Umfang und sehr spezifischem Bau. Parallel damit hat es auch meistens zu einer starken Entwicklung und Spezialisierung des Paramerenendes geführt. Der Innensack ist dagegen stark reduziert und wegen seines verminderten Umfanges ist er wenig oder überhaupt nicht mehr ausstülpbar, sondern schwillt meistens, wenn das Begattungsorgan in Funktion tritt, nur etwas an (Abb. 1, C). Dieser Typ wird bei *Brahmina*, *Lasiopsis*, *Lasiexis*, *Lachnota*, *Panotrogus*, *Holochelus*, *Miltotrogus*, *Chilotrogus*, *Trematodes*, *Butozania*, *Haplidia*, *Gnaphalosteta* und *Pectinichelus* angetroffen.

Die Homologisierung des genannten chitinierten Ädäagus-Teiles im Inneren der Parameren bietet einige Schwierigkeiten. Es könnte erstens angenommen werden, daß es sich um den bei den *Scarabaeidae* sonst größtenteils membranösen, bei anderen Koleopteren-Gruppen aber stark chitinierten Mittellappen handelt, der in diesem Falle also ein primäres Merkmal darstellen würde. Aus zwei Gründen ist eine solche Auffassung jedoch wenig annehmbar. Die in Frage kommende *Rhizotrogini*-Gruppe müßte dann nämlich innerhalb der Familie der *Scarabaeidae* nicht nur phylogenetisch als die älteste Gruppe angesehen werden, was kaum angenommen werden kann, sondern sie müßte dann auch als ein Verbindungsglied zwischen dieser und den anderen Familien aufgefaßt werden. Man kann aber den *Rhizotrogini* nicht diese Stelle im System der Koleopteren zusprechen und noch weniger einem Teil derselben. Es muß daher angenommen werden, daß dieser Bautypus ein abgeleitetes Gebilde darstellt, und zwar muß es in diesem Falle als das Resultat einer Rechitinisierung des einmal schon reduzierten Mittellappens entstanden sein. Diese Interpretation würde aber ihrerseits der Dolloschen Regel von der Irreversibilität der Evolution widersprechen. Paramonov (1959) hat jedoch darauf hingewiesen, daß diese Regel in der vom Autor gebrachten Formulierung nicht ausnahmslose Anwendbarkeit hat.

Wir haben höchstwahrscheinlich einen solchen Fall einer wenn auch in einer spezifischen Richtung fortgeschrittenen Wiederentwicklung eines früher reduzierten Organs vor uns. Dafür sprechen auch die Ergebnisse eines Versuches, die einzelnen Entwicklungsstadien des genannten Organs zu verfolgen. Bei einigen Gattungen (*Brahmina*, *Lasiopsis*, *Lachnota*) ist derselbe nur durch eine zarte, schwach chitinierte und wenig differenzierte Röhre gebildet, die nicht nur den Mittellappen, sondern augenscheinlich auch einen Teil des Innensackes, der sich an ihn anschließt, umfaßt. Bei anderen Gattungen ist der Chitinisierungsvorgang weiter geschritten, wobei sich der apikale Teil des so entstandenen Organs immer weiter differenziert und der Innensack an Umfang abnimmt. Auch innerhalb einzelner Gattungen ist derselbe Prozeß zu verfolgen, wie wir es bei der Gattung *Miltotrogus* gezeigt haben (Nonvll., 1960 b). Diese stets stärker werdende und an Umfang weiter um sich greifende Chitinisierung, durch die offenbar der Mittellappen und der Innensack parallel betroffen werden, hat somit ein morphologisch neues Organ zutage gebracht, das funktionell dem Penis entspricht, also demjenigen Teil, der bei der Begattung in die entsprechenden weiblichen Geschlechtsteile eingeführt wird, und für welchen wir die Bezeichnung „Innenstück“ (internal piece) vorschlagen wollen.

Es stellt sich nun die Frage, ob die genannten Gattungen dieser dritten Gruppe innerhalb der *Rhizotrogini* als eine gesondert dastehende, homogene Gruppe anzusehen sind, bei der sich das genannte Innenstück allmählich entwickelt hat und deren einzelne Ver-

treter einer aus dem anderen abgeleitet werden können, oder ob es sich um eine phyletische Entwicklung handelt. Nur ein genaues, zur Zeit noch laufendes Studium der *Rhizotrogini*, bei welchen, nebenbei bemerkt, konvergente Prozesse stark vertreten sind, kann eine Antwort auf diese Frage bringen. Stärker chitinisierte Mittellappen findet man übrigens vereinzelt auch bei Gattungen der ersten Gruppe, so z. B. bei *Holotrichia*. Es handelt sich vielleicht sogar um eine innerhalb der *Scarabaeidae* nicht auf die *Rhizotrogini* beschränkte Tendenz, denn H. Dr. Machatschke (Berlin) machte uns freundlicherweise auf einen von ihm bei der Gattung *Popillia* (*Rutelinae*) festgestellten analogen Fall dieser Entwicklung des Mittellappens aufmerksam.

Die hier angeführten Ergebnisse unserer Untersuchungen des Ädäagus der *Rhizotrogini* können uns dazu verhelfen, die verwandtschaftlichen Beziehungen der Gattungen zueinander besser zu beleuchten und machen unter anderem auch eine Revision dieser *Melolonthinae*-Gruppe auf phylogenetischer Grundlage notwendig und möglich. Ein Versuch dazu soll aber in einer besonderen Arbeit vorgenommen werden.

LITERATUR

- MEDVEDEV, S. I. (1951): Fauna SSSR, X/I (*Melolonthinae*). — Moskva. — NONVEILLER, G. (1958): *Miltotrogus nocturnus* n. sp. — Plant Protection, Beograd, Nr. 46, pp. 99—106. — NONVEILLER, G. (1959): *Amphimallon assimilis* Hbst. und das Problem seiner Varietäten. — Plant Protection, Beograd, Nr. 51, pp. 119—131. — NONVEILLER, G. (1960 a): *Amphimallon olstitialis* ssp. *matutinalis* nov. (in Vorbereitung). — NONVEILLER, G. (1960 b): Monographie der Gattung *Miltotrogus* Rtt. — (in Vorbereitung). — PARAMONOV, A. A. (1959): Kurs darvinisma. — Beograd (aus dem Russischen übersetzt). — PEYERIMHOFF, P. de (1949): Etude sur la systématique des Coléoptères du Nord-Africain, III les Rhizotrogus. — Ann. Soc. Ent. Fr., CXIV, pp. 1—76. — REITTER, E. (1902): Bestimmungstabelle der *Melolonthidae*. — Verh. naturf. Ver. Brünn, XL. — SHARP, D. und MUIR, F. (1912): The comparative Anatomy of the Genital Tube in Coleoptera. — Trans. Ent. Soc. London, pp. 477—639.

MORPHOÖKOLOGISCHE TYPEN VON CARABIDEN (Larven)

I. CH. SHAROVA

Pädagogisches Institut, Moskau, UdSSR

Das vergleichend-morphologische Studium der Carabidenlarven, unter Berücksichtigung der in der Literatur angeführten ökologischen Angaben und einige eigene Betrachtungen über ihre Lebensweise, ermöglichen uns, 9 morphoökologische Haupttypen auszusondern. Bei der Larventypisation wurden die ökologischen Prinzipien zugrunde gelegt, die von Chilarov im Jahre 1949 vorgeschlagen worden waren. Die Larven jedes Typs haben einen Komplex der gemeinsamen Eigenschaften, die durch ähnliche Lebensweise im Boden bedingt sind.

Zu den ersten vier Typen zählt man polyphage und spezialisierte Raubkäfer. Vier weitere Typen vereinigen Saprophagen, Phytophagen und Polyphagen. Zum letzten unten Typ gehören die ektoparasitischen Larven zweier Gattungen (*Lebia*, *Brachinus*). Der Ernährungsweise entsprechen die bestimmten morphologischen Eigenschaften. Die oberirdischen Larven haben schlanken Körper, spitzige, säbelförmige Mandibeln und entwickelte Sinnesorgane. Die Phytophagen und Saprophagen sind wenig beweglich und haben fleischigen Körper, massive, kurze Mandibeln und wenig entwickelte Sinnesorgane.

Die ektoparasitischen Larven sind ganz unbeweglich, ihre Beine und Sinnesorgane sind reduziert. Wegen des Ektoparasitismus haben diese Larven eine Hypermetamorphose, die von F. Silvestri beschrieben worden ist.

Der Bewegungsart im Boden und dem Ausnutzen des Bodens als Lebensraum nach kann man räuberische Larven der Laufkäfer, so wie Phytophagen und Saprophagen, in vier Gruppen einteilen.

Die Larven des ersten und fünften Typus sind die ständigen Bewohner der oberen Bodenschichten und der Streu und nutzen bei ihrer Bewegung die natürlichen Bodenzwischenräume aus. Das sind die Formen von kleinen und mittleren Dimensionen. Zum ersten Typ zählt man die Larven folgender Gattungen: *Trechus*, *Tachyta*, *Bembidion*, *Calathus*, *Masoreus*, *Metablethus*. Zum fünften Typ gehören die Gattungen *Amblystomus*, *Bradycellus*, *Trichocellus* und andere *Harpalini* sowie einige Arten der Gattung *Amara*. Die verborgene Lebensweise dieser Larven hat die blasse Färbung und die schwache Sklerotisation des Teguments bedingt. Ihr Tast- und Geruchssinn sind mehr entwickelt als ihre Sehorgane. Mit der freien Bewegung in den Bodenspalten sind solche Merkmale verbunden, wie Körperschlankheit, Laufbeine, empfindliche Cerci.

Die Larven des zweiten und sechsten Typus führen eine halbverborgene Lebensweise, indem sie ihre Nahrung auf der Erdoberfläche, ihr Versteck jedoch unter dem Boden finden, wo sie sich in den Gängen bewegen, die von anderen Tieren gegraben sind. Zum zweiten Typ gehören die meisten räuberischen Larven von *Nebrini*, *Notiophilini*, *Licinini*, *Panagaeini*, einige Arten von *Chlaenius*, *Pterostichus*, *Scarites*, *Cymindis*. Zum sechsten Typ zählt man die Larven einiger Arten der Gattung der *Amara*. Die Larven dieser Typen sind sehr beweglich; sie haben einen geschmeidigen Körper, lange Laufbeine, empfindliche und oft gegliederte Cerci sowie sehr gut entwickelte Sinnesorgane. Diese Larven sind dunkel gefärbt, weshalb sie auf der Erdoberfläche kaum zu entdecken sind; die starke Sklerotisation des Teguments schützt ihren Körper vor Austrocknung und vor mechanischen Verletzungen.

Zum dritten und siebenten Typ zählt man die Larven, die ihre Nahrung auf der Erdoberfläche finden, doch auch fähig sind, selbst Gänge im Boden für ihre Verpuppung zu graben. Im dritten Typ vereinigt man solche Larven, wie *Calosoma*, *Carabus*, *Cychrus*, einige Arten von *Chlaenius* und *Pterostichus*. Zum siebenten Typ gehören die Larven von *Zabrus* und einiger *Amara*-Arten. Einerseits haben diese Larven gut entwickelte Sehorgane, lange Beine, dunkle Färbung und stark chitinisiertes Tegument. Diesen Merkmalen nach stehen sie den Larven des zweiten und sechsten Typen nah. Andererseits graben sie aktiv Gänge im Boden. Sie haben robusten Körper, besonders feste und sklerotisierte Haut, keilförmigen Kopf, Laufgrabbeine, kurze Stützcerci mit Bezahnung (wie es bei dem dritten Typ der Fall ist) oder Stützborsten (das Merkmal des siebenden Typen), die als Stütze beim Eingraben dienen.

In den vierten und achten Typen vereinigen sich die Larven, die stets im Boden leben, wo sie aktiv ihre Gänge graben. Zum vierten Typ zählt man solche Löcher grabende Larven, wie *Omophron*, *Elaphrus*, *Diachila*, *Blethisa*, einige Arten der Gattungen *Scarites*, *Pterostichus*, *Sphodrus*. Zum achten Typ gehören die meisten Larven der Phytophagen und Saprophagen, *Harpalini* (*Harpalus*, *Ophonus*, *Anisodactylus*, *Chilostomus*) und der *Amarini* (*Celia*, *Cyrtonotus*). Der verborgenen Lebensweise nach stehen sie den Larven des ersten und fünften Typs nahe. Sie haben blasse Färbung, schwach sklerotisiertes Tegument, manchmal unterentwickelte Sehorgane und gut entwickelte Tast- und Geruchsorgane. Andererseits haben sie jedoch folgende Eigenschaften, die ihnen helfen, aktiv Gänge im Boden zu graben: chitinisierten spatenförmigen Kopf, Grabbeine, Dornen auf den Cerci und dem Analrohr. Der Körperform nach unterscheiden sich die Larven des vierten Typs von den Larven des achten Typs, was mit verschiedener Grabweise

verbunden ist. Die ersten graben Gänge auf solche Weise aus, wie Schnellkäferlarven der Gattung *Selatosomus*. Die letzten stehen der Eingrabenart nach den Maikäferlarven nah. Das ist aus ihrer Morphologie ersichtlich. Die Larven von *Elaphrus*, *Blethisa*, *Diachila* haben Stützcerci; bei den Larven des achten Typus ist die Reduktion der Cerci und mehr oder weniger ausgesprochen C-förmiges Abdomen zu beobachten. Besonders anschaulich sieht man diese Merkmale an Hand der Larven der Gattung *Chilotomus*, die von M. S. Ghilarov beschrieben sind.

Wie aus dem Obengesagten folgt, bemerkt man zwischen den morphoökologischen Typen der Carabidenlarven einen gewissen Parallelismus, der durch Anpassung an die ähnliche Lebensweise unter ähnlichen Lebensbedingungen hervorgerufen worden ist. Die primitivsten unter den Carabidenlarven sind anscheinend die Larven des ersten morphoökologischen Typs, die natürliche Bodenspalten und Streu bewohnen und keine enge Nahrungsspezialisierung haben. Alle übrigen Larventypen sind mehr spezialisiert, einige darunter sind Phytophagen, andere spezialisierte Fleischfresser, noch andere sind befähigt, Gänge im Boden zu graben oder auf der Bodenoberfläche zu leben.

Die Aussonderung der morphoökologischen Typen der Carabidenlarven hat eine große Bedeutung für die Aufklärung der Fragen über primitivere und spezialisiere Formen, über die Wege der ökologischen Spezialisierung der Larvenstadien und für die ökologische Charakteristik der Insekten verschiedener Naturzonen und Biotope.

PHYLOGENETISCHE TRENDS IN DER GATTUNG DRYOPS (Dryopidae, Coleoptera)

AUGUST WILHELM STEFFAN

Hydrobiologische Anstalt der Max-Planck-Gesellschaft, Fuldastation Schlitz in Hessen, Deutschland

Das Nominatgenus der Coleoptera-Familie *Dryopidae*, *Dryops* Olivier 1791, enthält nach den Angaben von Bollow (1938, 1939) 35 Species. Diese Tiere sind in ihrer Lebensweise an das Vorhandensein von Wasser gebunden. Während die Larven sich in feuchter Erde oder in nächster Umgebung eines Gewässers in Mulm, Genist oder Wasserpflanzen entwickeln, verbringen die Imagines an manchen Arten die meiste Zeit ihres Lebens im Wasser selbst oder suchen dies doch zumindest zeitweise aktiv auf, um der Nahrungsaufnahme oder der Eiablage nachzugehen.

Auf Grund der Ergebnisse eingehender mikromorphologischer Untersuchungen an den Genitalorganen wurden (Steffan 1961 b) die Arten des Genus *Dryops* in die beiden Subgenera „*Dryops* (*Dryops*) Olivier 1791“ und „*Dryops* (*Yrdops*) Steffan 1961“ aufgeteilt. Die den verschiedenen Subgenera angehörenden Arten unterscheiden sich nicht nur in genitalmorphologischen und einigen morphologischen Merkmalen voneinander, sondern weisen auch ökologische Besonderheiten auf. Die „*Dryops*“-Arten leben meist in und an stehenden Gewässern und in Mooren, die „*Yrdops*“-Arten dagegen vorzugsweise in und an schnellfließenden Bächen und Flüssen.

Vergleicht man innerhalb eines jeden der beiden Subgenera die männlichen Genitalorgane der einzelnen Arten miteinander, so erkennt man, daß hier zwei phylogenetische Entwicklungsreihen vorliegen. In jedem der beiden Trends lassen sich die einzelnen Arten aneinanderreihen, daß — von wenigen Ausnahmen abgesehen — die nächstfolgende Art jeweils eine Weiterentwicklung und größere Differenzierung des männlichen Genital-

organs der vorhergehenden aufweist. Bei der einen Reihe (Subgenus *Dryops*), deren Arten sich durch den Besitz einer „Ventralleiste“ am Ädöagus auszeichnen, ist eine progressive Komplizierung dieses Organs festzustellen (Fig. 1). Die ursprünglichen Arten (A, B, C, D) weisen nur eine einfache Ventralleiste auf, die sich parallel zum „Corpus“ des Ädöagus an der Ventralseite des „Membransackes“ hinzieht. Bei der Art (A), (wahrscheinlich eine *species nova*), und bei *striatellus* erstreckt sie sich nur über die beiden proximalen Drittel, bei *luridus* rückt sie weiter distalwärts vor, und bei *ernesti* erreicht sie den am Distalende gelegenen „Faltentrichter“ des Membransackes und reicht sogar über diesen hinaus. Bei der „ursprünglichen“ Art (A) besitzt der Membransack keine andere Versteifung als die durch die Ventralleiste gegebene, bei den Arten (B), (C) und (D) ist er in Höhe des Faltentrichters und proximalwärts davon mit kleinen zahnartigen Schüppchen besetzt. Das nächste Entwicklungsstadium ist gekennzeichnet durch eine Aufgliederung der bei den vorhergehenden Arten progressiv distalwärts verlagerten Ventralleiste in drei getrennte Sklerite. Das unpaare Stück entspricht dem proximalen Abschnitt der ursprünglich einteiligen Ventralleiste und die parallel verlaufenden paarigen Stücke dem distalen Abschnitt. Diese letzteren zeichnen sich weiterhin aus durch das Vorhandensein von größeren zahnartigen Strukturen. Die Zähnchen des Membransackes, die für die Arten des vorhergehenden Stadiums typisch waren, aber schon dort von Art zu Art schrittweise kleiner wurden, treten hier bei der Art (E) gegenüber den Zahnleisten zurück und fehlen bei der Art (F) ganz. Gleichzeitig macht sich eine Reduktion und Verengung des distalen Abschnittes des bei den ursprünglicheren Arten zylindrischen lang-schlauchförmigen Membransackes bemerkbar. Der nächste Entwicklungsschritt zeigt bei der Art (G) eine Vergrößerung der Zahnleisten und eine innige Verbindung derselben mit dem Faltentrichter einerseits und eine Annäherung an die proximale Ventralleiste andererseits. Der distale Abschnitt des Membransackes wird fast völlig reduziert und von den Zahnleisten überlagert. Als z. Z. bekanntes Endstadium dieser Entwicklungsreihe ist die Art (H), *Dryops* (*Dryops auriculatus* (Geoffroy 1785)), anzusehen. Diese zeichnet sich aus durch eine innige Verschmelzung von Zahnleisten und Ventralleiste. Die Zahnleiste trägt im proximalen Teil einen im Verhältnis zu den übrigen Zähnen übergroßen „Cardinalzahn“. Der Membransack erfährt in seinem proximalen Abschnitt durch die stark sklerotisierte breite Ventralleiste eine gute Stütze und endet distalwärts in einem kompakten Sklerit-Gebilde aus den auf niedrigeren Entwicklungsstufen selbständigen, hier aber fest miteinander verschmolzenen Einzelteilen: auf der Dorsalseite dem Corpus, auf der Ventralseite den an der Ventralleiste verankerten Zahnleisten, die wiederum durch die Faltentrichter-Sklerite miteinander und mit dem Corpus verbunden sind. Parallel zu dieser Komplizierung des Ädöagus ist auch an den Parameren dieser Arten eine Entwicklungs-Tendenz festzustellen: Während die Apices der Parameren bei den „ursprünglicheren“ Arten (A) und (B) keine Besonderheiten aufweisen oder bei (C) und (D) nur kleine Innenwülste zeigen, besitzen die Parameren der „höherentwickelten“ Arten (F), (G) und (H) kräftige „subapikale Innenbeulen“ mit einer differenzierten Zellmusterung.

Die zweite Artenreihe (Subgenus *Yrdops*) zeichnet sich durch ähnliche Entwicklungstendenzen aus. Die Ädöagi dieser Arten besitzen keine Ventralleisten, die Membransäcke sind nicht breiter als die Corpora. Die Entwicklungsrichtung wird aufgezeigt durch den Ersatz der bei den „ursprünglicheren“ Arten vorkommenden Schüppchen an den Membransäcken durch Zähnchen. Diese sind bei den „höchstentwickelten“ Arten kleiner als bei den vorhergehenden, aber in größerer Anzahl vorhanden. Auch an der Basis des Ädöagus und seinen Apophysen macht sich eine zunehmende Komplizierung bemerkbar. Die Apices der Parameren weisen bei dieser Entwicklungsreihe ebenfalls bei den „höherentwickelten“ Arten eine Differenzierung und Verdickung der Innenseiten auf.

Auch bei den weiblichen Tieren der beiden Trends lassen sich an Hand der Ovipositorien die (bei den meisten Arten) zur Ablage der Eier in Pflanzengewebe dienen, fast voll-

YRDOPS

DRYOPS

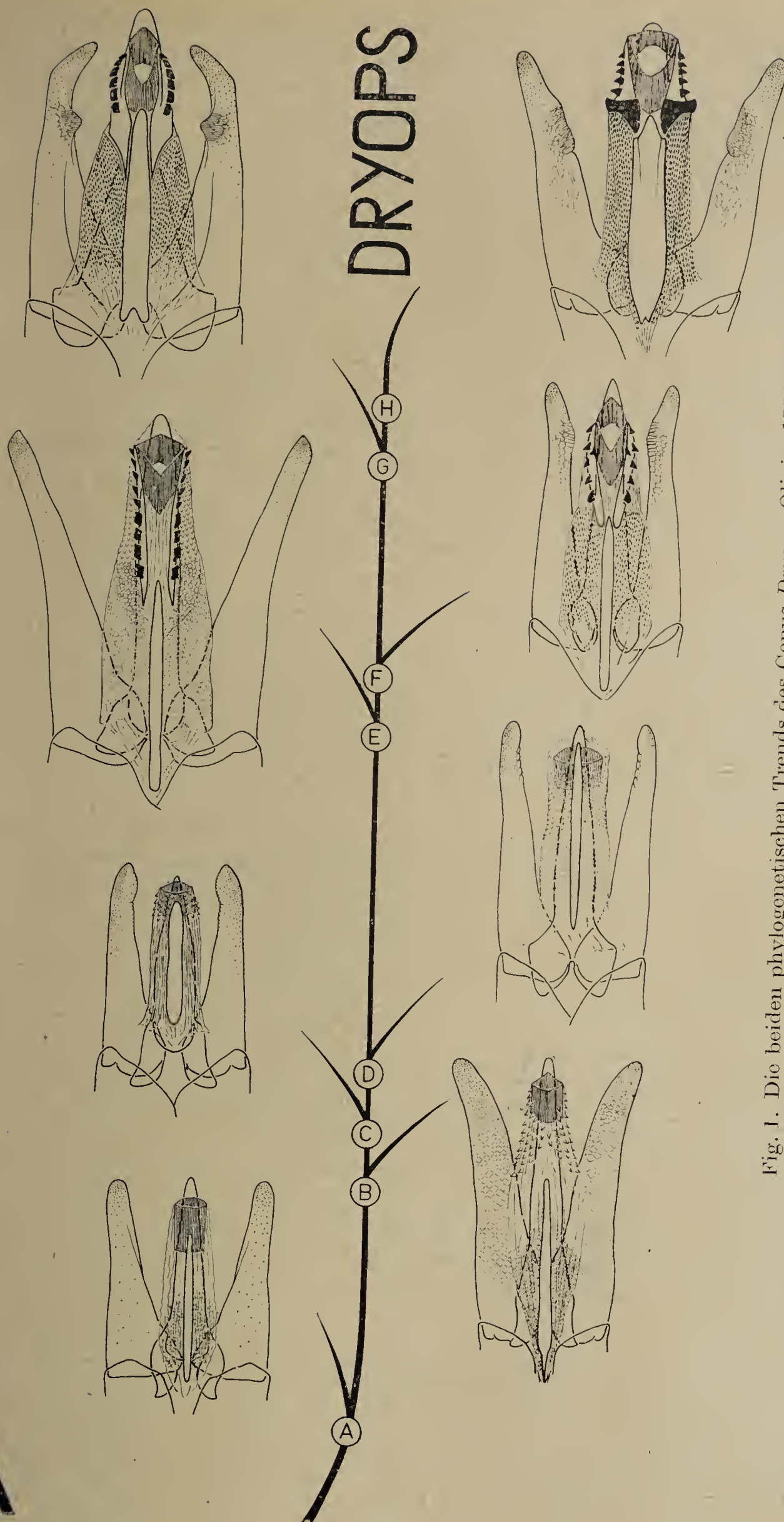


Fig. 1. Die beiden phylogenetischen Trends des Genus *Dryops*, Olivier 1791:

1. Subgenus *Dryops* (*Yrdops*), Steffan 1961 (= linker Ast ohne Angabe der Arten); 2. Subgenus *Dryops* (*Dryops*), Oliver 1791 (= rechter Ast mit den einzelnen Arten): A — *Dryops* (*Dryops*) *species*; B — *Dryops* (*Dryops*) *striatellus*, Fairmaire und Brisson 1859; C — *Dryops* (*Dryops*) *luridus*, Erichson 1847; D — *Dryops* (*Dryops*) *ernesti*, Des Gozis 1886; E — *Dryops* (*Dryops*) *griseus*, Erichson 1847; F — *Dryops* (*Dryops*) *similaris*, Bollow 1936; G — *Dryops* (*Dryops*) *anglicanus*, Edwards 1909; H — *Dryops* (*Dryops*) *auriculatus*, Geoffery 1785.

kommen parallel zur gerichtet komplizierter werdenden Genitalmorphologie der zugehörigen Männchen bestimmte Entwicklungstendenzen feststellen. Im Subgenus *Dryops* liegt von den „ursprünglichen“ fortschreitend zu den „höherentwickelten“ Arten eine zunehmende Vergrößerung, stärkere Sklerotisierung und Vervollkommnung dieses Organs vor. Im Subgenus *Yrdops* dagegen zeigt sich parallel zur Komplizierung der männlichen Genitalorgane eine gegenläufige Tendenz in der Morphologie der Ovipositores: Während die „ursprünglicheren“ Arten noch wohlausgebildete Legestachel besitzen, fehlen sie anderen ganz; die der „höchstentwickelten“ Arten zeigen eine völlig abgewandelte Form, sind schmaler, schwächer sklerotisiert und wahrscheinlich nicht mehr ihrer ursprünglichen Funktion entsprechend benutzbar.

Zwischen der „relativen Kompliziertheit“ der Genitalorgane und anderen äußeren Körperstrukturen konnten keinerlei schrittweise korrelativen Beziehungen festgestellt werden. Bemerkenswert ist allerdings, daß sich die ursprünglichen Arten beider Trends bzw. beider Subgenera, in ihrer äußeren Morphologie weitgehend ähnlich sind, während die Endglieder jeder der beiden Reihen sich morphologisch vollkommen unterscheiden: Bei *Dryops (Dryops) auriculatus* ist der Körper hochgewölbt, bei *Dryops (Yrdops) striatopunctatus* dagegen vollkommen abgeflacht; bei ersterem sind die Elytren in erster Linie längsgestreift und bei letzterem mit deutlichen groben Punktreihen aus großen viereckigen Punkten versehen.

Erwähnenswert ist noch weiterhin die Tatsache, daß eine enge Korrelation zwischen „relativer Kompliziertheit“ der Genitalien und relativer Körpergröße besteht. In jedem der beiden Trends sind die Arten mit „primitiverem“ Penis und einfachem Ovipositor sehr viel kleiner als solche mit komplizierteren Genitalorganen. Die „höchstentwickelten“ Arten der beiden Reihen, d. h. solche mit den differenziertesten und kompliziertesten Genitalien, besitzen die größten oder annähernd größten Körper unter ihren Verwandten (Copesche Regel der Größenzunahme).

Vergleicht man die beiden aufgezeigten morphologischen Reihen mit anderen Entwicklungsformen, so muß man zumindest vorerst annehmen, daß es sich hier um zwei phylogenetische Trends handelt, um orthogenetische Entwicklungsreihen im Sinne von Stammer (1959). Sie zeigen in der von Art zu Art zunehmenden Differenzierung und Komplizierung der Genitalorgane wenigstens im Prinzip den Verlauf an, den die Evolution in diesen Subgenera genommen haben muß. Da man zumindest nicht von vornherein einsehen kann, welchem Einfluß äußerer Faktoren, welchen Gesetzen von Mutation und Selektion diese Genitalorgane unterliegen sollten, ist man gezwungen, mit Stammer (1959) dieses Phänomen als Orthogenese zu bezeichnen, „eine durch die Eigengesetzlichkeit des Organismus gerichtete und damit autogenetische Evolution“. Wie schon früher ausgeführt wurde (Steffan 1961 a), besteht in der Morphologie der Einzelstrukturen der männlichen Genitalorgane der *Dryopidae* keinerlei Funktionsgebundenheit. Den vielen quantitativen und qualitativen Unterschieden zwischen den mannigfaltigen mikromorphologischen Genitalstrukturen der Männchen der einzelnen Species entsprechen keine gestaltlich korrelierenden Merkmale bei den zugehörigen weiblichen Organen. Eine Selektion bestimmter Mutanten durch sexualmechanische Isolierung kann demgemäß hier nicht vorliegen. Zu bedenken gibt allerdings die schon oben aufgezeigte „Vervollkommnung“ der männlichen Genitalien, die mit ihrer Komplizierung parallelschreitet. Zumindest beim Trend *Dryops* ist von Art zu Art zunehmend eine Stabilisierung des Ädöagus festzustellen. Bei den am „höchsten“ entwickelten Arten *Dryops (Dryops) anglicanus* und *auriculatus* ist der ursprünglich weichhäutige Membransack im Distalabschnitt zu einem stark sklerotisierten röhrenförmigen Körper umgewandelt. Sollte diese Ausbildung einen Kopulationsvorteil bringen, sollte die Samenübertragung mit diesem am Gonoporus stabilisierten Ädöagus besser von statten gehen, und würde dadurch den mit solchen Genitalien ausgestatteten Tieren (infraspezifisch) ein größerer Selektionsvorteil zukommen? Da wir nach Remane

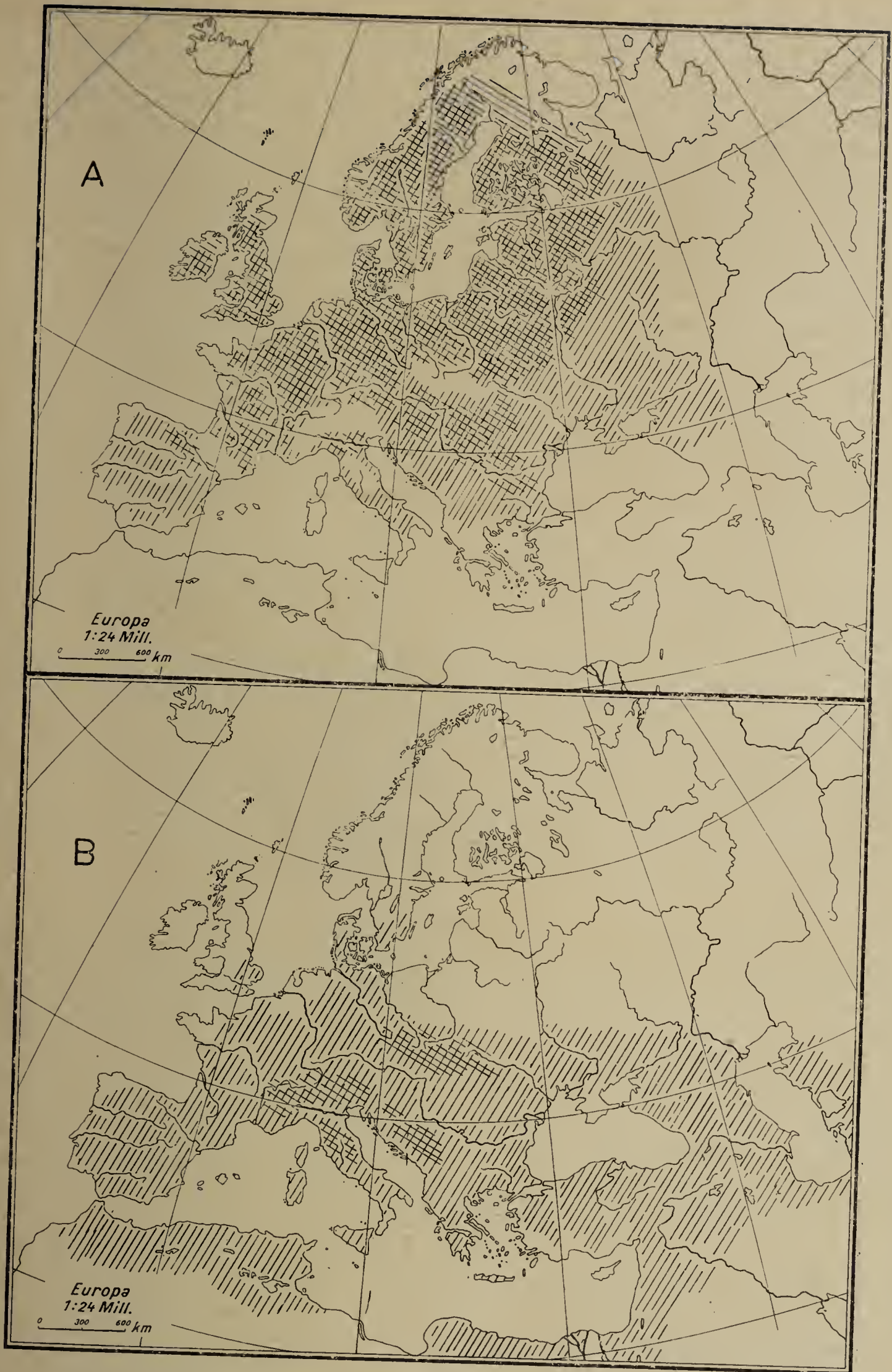


Fig. 2. Die geographische Verbreitung der Gattung *Dryops*, Olivier 1791:
 A – Verbreitungsgebiet des Subgenus *Dryops* (*Dryops*), Olivier 1791, schräg nach rechts oben schraffiert = Gesamtareal, schräg nach links oben schraffiert = Areal der „höchstentwickelten“ Art: *Dryops* (*Dryops*) *auriculatus*, Geoffroy 1785; B – Verbreitungsgebiet des Subgenus *Dryops* (*Yrdops*), Steffan 1961, schräg nach rechts oben schraffiert = Gesamtareal, schräg nach links oben schraffiert = Areal der „höchstentwickelten“ Art: *Dryops* (*Dryops*) *striatopunctatus*, Heer 1841.

(1959) „nie den Selektionsdruck in seiner Wirkung auf phylogenetische Umbildungen messen können“, läßt sich diese Frage vorerst nicht ohne weiteres beantworten.

Auf der Suche nach weiteren Erklärungsmöglichkeiten für die Entstehung dieser orthoevolutiven Reihen stellt sich heraus, daß bei beiden Trends eine enge Korrelation vorliegt zwischen der morphologischen Entwicklungshöhe der Einzelarten innerhalb eines jeden derselben und ihrer geographischen bzw. ökologischen Verbreitung. Die nach der relativ einfachen Gestaltung ihrer männlichen Genitalorgane als „ursprüngliche“ Arten bezeichneten Einheiten beider Subgenera treten in Südeuropa auf. Sie gehören dort als „Insekten des Mulms“ — sie leben nämlich in und an verwesenden Pflanzenstoffen, im Genist und Spülicht in der Nähe von Gewässern der Ebene — zu den „Bewohnern von Kleinstbiotopen“ (Rensch 1954) und besitzen als solche ein relativ geringes Körpervolumen. Von diesen Grundtypen ausgehend lassen sich zwei Ausbreitungsrichtungen aufzeigen, die mit der morphologischen Differenzierung der Arten innerhalb der beiden Trends vollkommen parallel verlaufen. Wie schon erwähnt, treten die ursprünglichen Arten des Subgenus *Dryops* — z. B. (A) und (B) — vorwiegend im Mittelmeergebiet auf, die „höherentwickelten“ Arten (C) und (D) sowie (E) und (F) besitzen ihr Verbreitungszentrum in Mitteleuropa, und die „höchstentwickelten“ Arten (G) und (H) dringen am weitesten nach Norden (Lappland) vor (Fig. 2 A). In ökologischer Hinsicht ist eine zunehmende Bevorzugung stehender Gewässer und sogar von Mooren (*anglicanus*) festzustellen. Trotz der Ausbreitungstendenz in nördlichere kältere Gebiete bleiben alle Arten dieses Trends Tiere der Ebene und der Mittelgebirge. Im Prinzip die gleiche Ausbreitungstendenz nach kühleren Gebieten hin liegt auch im Trend *Yrdops* vor, sie äußert sich jedoch in einer etwas anderen Weise. Die „ursprünglicheren“ Arten leben ausschließlich in der Ebene, die etwas „höher entwickelten“ dringen in die Mittelgebirgsregionen ein und die „höchstentwickelten“ kommen allein in den oberen Regionen der Alpen und ihrer benachbarten Hochgebirge vor (Fig. 2 B). Ökologisch gesehen läßt sich eine Siedlungsrichtung von größeren Flüssen zu kleineren Bächen hin feststellen; die „höchstentwickelten“ Arten kommen ausschließlich in und an Hochgebirgsbächen vor, *striatopunctatus* sogar in alpinen Sturzbächen.

Zusammenfassend läßt sich also aufzeigen, daß in der Gattung *Dryops* eine einzige Ausbreitungstendenz vorliegt, und zwar von wärmeren zu kühleren Siedlungsräumen hin. Diese Tendenz wird in zweierlei Weise verwirklicht: im Subgenus *Dryops* (*Dryops*) durch Vordringen in geographisch-chorologisch kühlere Zonen, also vom Mittelmeergebiet über Mittel- nach Nordeuropa, und im Subgenus *Dryops* (*Yrdops*) durch Vordringen in orographisch-ökologisch kühlere Gebiete, also von der Ebene durch das Mittelgebirge bis ins Hochgebirge. Die anfangs aufgezeigten „orthoevolutiven Reihen“, manifestiert in der zunehmenden Vergrößerung des Körpervolumens und der Komplizierung der Genitalorgane, laufen also parallel mit dieser „gerichteten Ausbreitung“. Nichts liegt nun näher, als in diesen Parallelerscheinungen nach kausalen Zusammenhängen zu suchen.

Wir setzen mit Kosswig (1959) voraus, daß auch hier die genetische Prägung der primär selektionswertig neutralen männlichen Genitalorgane durch einen Komplex pleiotroper Gene erfolgt. Diese greifen noch in die Gestaltung verschiedener anderer physiologischer und morphologischer Eigenheiten und Strukturen der betreffenden Arten ein und unterliegen dabei der Selektion. Auf Grund dieses komplexen Wirkungsmechanismus der Gene werden nicht direkt und isoliert die einzelnen Strukturen und Eigenheiten durch die Wirkungsweise der Umweltfaktoren ausgelesen, sondern jeweils bestimmte Gene, die durch die Einwirkung der Selektion auf die von ihnen gelenkten Merkmale betroffen werden. So bedingen diese Gene bzw. ihre durch Mutation und Selektion geförderten Allele auf Grund ihrer Pleiotropie jeweils einen korrelierten Wandel von miteinander verflochtenen Merkmalen und Eigenarten der betreffenden Species.

Durch die Vermittlung solch pleiotroper Gene, die einmal ökophysiologische Eigenheiten steuern und deren durch Mutation hervorgebrachten Allele mit dem gerichteten Vordringen der Populationen oder Arten in neue Lebensräume einem Orthoselektionsdruck ausgesetzt werden, und die andererseits für die Ausbildung der Genitalgestalt verantwortlich sind, kann die orthevolutive Prägung der *Dryops*-Genital-Formenreihen mit einiger Wahrscheinlichkeit vonstatten gegangen sein. Es handelt sich folglich bei den vorliegenden Trends um ökologisch-geographische Spezialisationsreihen (sensu Remane 1959), die durch Orthoselektion entstanden sind. Zwar paßten sie sich mit dem Eindringen in neue Lebensräume fortschreitend den andersartigen Bedingungen derselben an und erfuhren dabei bestimmte tiefgreifende genetische Umwandlungen, ohne daß diese ihren Niederschlag in der äußeren Gestalt hätten finden müssen. Höchstens die Vergrößerung des Körpervolumens ist hier in Beziehung zu setzen, worüber noch an anderer Stelle berichtet werden soll. Lediglich in den von Art zu Art abgewandelten Genitalstrukturen werden diese Umwandlungen für uns sichtbar. An welchen ökophysiologischen und morphologischen Eigenheiten der hier behandelten Arten aber die Selektion primär angriff, und durch Vermittlung welcher Gene dieselbe sekundär auf den Strukturwandel der selektionswertigen neutralen Genitalorgane einwirkte, läßt sich nicht ohne das genetische Experiment nachweisen.

Indem wir aber feststellen, daß die aufgezeigten orthevolutiven Stammesreihen in den beiden Dryopidae-Subgenera *Dryops* und *Yrdops* mit der fortschreitenden gerichteten Ausbreitung in neue Lebensräume durch Orthoselektion entstanden sind, können wir mit Rensch (1954) sagen: „Es liegt kein Anlaß zur Annahme autonomer Entwicklungskräfte auf physiologisch unbekannter Grundlage vor“. Zur Beurteilung der Orthogenese von Artengruppen oder Merkmalsreihen bedarf es stets der Beachtung der komplexen ganzheitlichen Zusammenhänge im Organismus und des Vergleiches mit seiner Umwelt. Die Auslese nämlich setzt sehr oft gar nicht an den für uns so auffällig in bestimmter Richtung von Art zu Art strukturell umgewandelten Organen selbst an, sondern an einer irgendwie korrelierten Form, Funktion oder Verhaltensweise.

L I T E R A T U R

- BOLLOW, H. (1938): Monographie der palaearktischen Dryopidae, mit Berücksichtigung der eventuell transgredierenden Arten. — Mitt. Münch. ent. Ges. 28 (2): 147—187, (3): 319—371; 1939) 29 (2): 109—145. — DUFTSCHMID, K. (1805): Fauna Austriae 1: 304—308. — FRANZ, H. (1943): Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern. Denkschr. Akad. Wiss. Wien 37. — HORION, A. (1955): Faunistik der mitteleuropäischen Käfer (Macroductylia) 4: 142 bis 150. München. — ILLIES, J. (1959): Diskussionsbemerkung zur Evolutionstagung Giessen 1958. — Zool. Anz. 162 (7/8): 233—236. — KOSSWIG, C. (1959): Phylogenetische Trends, genetisch betrachtet. — Zool. Anz. 162 (7/8): 208—221. — REMANE, A. (1959): Diskussionsbemerkung zur Evolutionstagung Giessen 1958. — Zool. Anz. 162 (7/8): 222—228. — RENSCH, B. (1954): Neuere Probleme der Abstammungslehre. Die transspezifische Evolution. 2. Aufl., Stuttgart. — STAMMER, H. J. (1959): „Trends“ in der Phylogenie der Tiere; Ektogenese und Autogenese. — Zool. Anz. 162 (7/8): 187—208, 267—268. — STEFFAN, A. W. (1957): Zur Präparation von Coleoptera-Genitalien. — Ent. Bl. 53: 176—179. — STEFFAN, A. W. (1958): Die deutschen Arten der Gattungen *Elmis*, *Esolus*, *Oulimnius*, *Riolus*, *Aptyktophallus*. — Beitr. z. Ent. 8 (1/2): 122—178. — STEFFAN, A. W. (1961 a): Autogenese oder Orthoselektion in der Evolution der Dryops-Arten (Dryopidae, Coleoptera)? — Die Naturwiss. 48 (1): 28. — STEFFAN, A. W. (1961 b): Vergleichend-mikromorphologische Genitaluntersuchungen zur Klärung der phylogenetischen Verwandtschaftsverhältnisse der mitteleuropäischen Dryopoidea (Coleoptera). — Zool. Jb. syst. 88 (3): 255—354.

AN ORCHIDEEN LEBENDE CURCULIONIDEN (COL., CURC.)

(Siehe Tafel II)

EDUARD VOSS, Harderberg/Osnabr.*

Die sehr umfangreiche Familie der Curculioniden (Rüsselkäfer), deren zur Zeit bekannte Artenzahl, einschließlich der Attelabinen und Apionen, sich von 80.000 nicht allzuweit entfernen dürfte, umfaßt ausschließlich phytophage Arten. Es gibt wohl kaum einen Teil der Pflanze, auf den sich nicht die eine oder andere Art oder Artengruppe spezialisiert hätte; und wohl nur wenige heimische Pflanzenarten, die keinen Befall aufzuweisen haben.

Dieser Umstand ist natürlich von besonderer Bedeutung für alle Kulturpflanzen, deren Ertrag ganz wesentlich herabgesetzt würde, wenn schädigende Einflüsse durch entsprechende Bekämpfungsmaßnahmen nicht auf ein Minimum beschränkt werden könnten.

Hier ist als glücklicher Umstand zu werten, daß mit den meisten der aus fernen Ländern eingeführten und bei uns akklimatisierten Kulturpflanzen ihre heimischen Schädlinge nicht mit übernommen werden mußten. So hat z. B. die Kartoffel (*Solanum tuberosum*) in ihrem Heimatland unter den Rüsslern eine ganze Anzahl Feinde, deren Larven sich im Zellgewebe der Knolle entwickeln; es sei nur an die verschiedenen *Premnotrypes*- und *Cylas*-Arten erinnert. Auch wenn sie mit Saatgut eingeschleppt worden sein sollten, so hat sich ihre sehr empfindliche Metamorphose dem durch andere klimatische Bedingungen veränderten Lebensrhythmus nicht anpassen können.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse in den Fällen, wo den eingeführten Pflanzen für ihr Gedeihen und für ihre Kultur die heimatlichen klimatischen Bedingungen künstlich geboten werden können. Dies ist, wenn es sich um tropische Pflanzen handelt, in entsprechenden Warmhäusern der Fall.

Zu diesen aus tropischen Urwäldern eingeführten Pflanzenarten gehören die seit vielen Jahrzehnten in Kultur genommenen prächtigen Orchideenarten, deren Haltung und Kultivierung nur möglich ist, wenn ihnen die gewohnten Standortbedingungen geschaffen werden können. Und wenn mit den Pflanzen auch die an ihnen sich entwickelnden Käfer eingeschleppt werden, dann finden beide Partner hier die ihnen zusagenden Lebensbedingungen.

Die Zahl der an Orchideen als Wirtspflanze lebenden und sich entwickelnden Rüsselkäfer dürfte recht erheblich sein, die Möglichkeit, sie an ihren heimischen Standorten festzustellen und ihre Lebensgewohnheiten zu erforschen, demgegenüber gering. In der Tat sind denn auch wohl alle Orchideen-Rüssler bislang aus Warmhäusern bekannt geworden — und meist auch beschrieben worden —, sei es in London, Amerika, auf Hawaii oder andernorts.

So erhielt ich vor einigen Jahren von Herrn Dr. med. R. Köstlin, Kornwestheim, eine Curculionide zur Determination zugesandt, die in der Gärtnerei Trautmann, Tamm-Württbg., durch den Fraß an Blättern der Orchidee *Phalaenopsis amabilis* schädlich geworden war. Die Pflanzen wurden im April 1954 aus Holland eingeführt und stammten möglicherweise aus Java. Die Untersuchung des aufgefundenen Rüsslers ergab, daß es sich um die von Waterhouse, 1874, als *Baridius aterrimus* beschriebene Art, die im Col. Cat. Junk-Schenkling und in einschlägigen Übersichtswerken unter der Gattung *Acythopeus* Pasc. geführt wird, handelt; sie wurde von Buchanan (1935) der Gattung *Orchidophilus* zugeordnet.

O. aterrimus entwickelt sich vorzüglich an *Phalaenopsis*-Arten, von denen es nach Maatsch (1955) allein 40 epiphytische Arten gibt, meist an *Ph. amabilis*; doch findet sie nach Kalshoven auf Java und Malacca der Käfer auch an *Arachnis*, *Cattleya*, *Coelogyne*, *Cymbidium*, *Cypripedium*, *Dendrobium*, *Paphiopedilum*, *Renanthera* und *Vanda*. Während der Käfer sich durch Benagen der Blätter, Stengel und anderer Teile der Pflanze bemerkbar macht, bohrt die Larve in den Scheinknollen und erzeugt Larvengänge in den Stengeln, die Pflanze hierdurch zum Verwelken bringend. Ganz ähnlich verhält sich übrigens ein nah verwandter Rüsselkäfer samt Larve, nämlich *Omobaris calanthes* MSHL, der vorwiegend an *Calanthes* und *Phajus* schädlich wird.

* 166. Beitrag z. Kenntn. d. Curculioniden.

Abb. 1



Abb. 2

Abb. 1. *Orchidophilus aterrimus* Waterh.Abb. 2. *Orchidophilus aterrimus* Waterh.
Käferfraß an *Phalaenopsis amabilis* (Dr. H. Steiner phot.)

Abb. 4

Abb. 3. *Orchidophilus aterrimus* Waterh.
Larvengang im Stengel von *Phalaenopsis* (nach Franssen, Kalshoven).Abb. 4. *Omobaris calanthes* MSHL.
Larvengänge im Basalteil einer *Calanthes*.

Wenn wir uns nun noch kurz den übrigen an Orchideen festgestellten Rüsselarten zuwenden, so sind die folgenden Feststellungen von Interesse. Pape (1955) führt 9 Arten auf, die an Orchideen leben. Diese Zahl hat sich in den letzten beiden Jahrzehnten aber nicht unerheblich erhöht, die hier gegebene tabellarische Übersicht enthält 15 beschriebene Arten. Wie aus ihr ersichtlich, stellt die Unterfamilie *Barinae* die Mehrzahl der Arten, die sich als schädigend erwiesen haben, deren 8 Arten sechs Gattungen angehören; die Rhynchophorinen sind mit zwei Gattungen und 4 Arten vertreten, während unter den restlichen sich eine Choline, eine Cossonine und eine vagabundierende *Otiorrhynchus*-Art befinden. Ob die Cossonine *Phloeophagosoma orchidarum* Mshl. primärer Feind ist, wird von Marshall als fraglich bezeichnet, weil sie in Gemeinschaft von *Acythopeus orchivora* Blackb. aufgefunden wurde; diese Frage wäre also noch zu klären.

Wie weiter zu sehen ist, sind wahrscheinlich nur drei Arten im tropischen Amerika beheimatet, alle übrigen — die vorerwähnte *Otiorrhynchus*-Art ausgenommen — entstammen der orientalischen und australischen Region.

Daß die Zahl der durch den Zufall der Verschleppung bekannt gewordenen Schädlinge an Orchideen — der größten Pflanzenfamilie mit etwa 20.000 Arten — nur einen Bruchteil der im Freien an ihnen lebenden Curculioniden darstellt, wurde schon angedeutet. Da aber die Haltung und Zucht dieser Pflanzen auch künftig eher zu- als abnehmen wird, somit auch weiterhin die Möglichkeit des Studiums der mit ihnen eingeführten Rüsselkäfer gegeben sein dürfte, besteht Grund zur Annahme, daß die hier gegebene Übersicht noch wesentlich erweitert werden muß.

Subfamilie	Gattung, Artname	Wirtspflanze	Heimat
Otiorrhynchinae	<i>Otiorrhynchus sulcatus</i> F.	—	Europa
Cholinae	<i>Cholus cattleya</i> Champ. (1916)	besonders an <i>Cattleya mossiae</i>	Trop. Amerika
Barinae	<i>Diorymerellus laevimargo</i> Champ. (1916) <i>Centrinus epidendri</i> Murray, (i. l. ?) <i>Omobaris calanthes</i> Mshl. (1927) <i>Orchidophilus aterrimus</i> Waterh. (1874) <i>Orchidophilus orchivora</i> Blackb. (1900) <i>Orchidophilus peregrinator</i> Buchanan (1935) <i>Acythopeus</i> (<i>Orchidophilus</i> ?) <i>gilvonotatus</i> Barber (1917) <i>Apotomorrhinus orchidearum</i> Kolbe (1906)	<i>Cattleya</i> Epidendrum, Dendrobium <i>Calanthe veratrifolium</i> Phajus besonders an <i>Phalaenopsis amabilis</i> Dendrobium <i>Phalaenopsis schilleriana</i> , <i>Grammatophyllum multiflorum</i> u. a. Orchideen Orchideen	Trop. Amerika Java Indien, Philippinen bis Australien Australien, Malayischer Archipel Philippinen Philippinen ?
Rhynchophorinae	<i>Eucactophagus weissi</i> Barber (1917) <i>Nassophasis foveata</i> Waterh. (1879) <i>Nassophasis quadripunctata</i> Heller (1941) <i>Nassophasis orchidearum</i> Voss (i. litt. ?)	<i>Oncidium</i> , <i>Lycaste</i> , <i>Odontoglossum</i> u. a. <i>Aerides fildingi</i> u. a. Dendrobium myrciflorum (malayana) <i>Odontoglossum</i> , Dendrobium	Südamerika Indien (?) Java (?) Indomalaya (?)
Cossoninae	<i>Phloeophagosoma orchidarum</i> Mshl. (1932)	Orchideen	Java

LITERATUR

BUCHANAN, L. L.: A new genus and Species of Orchid Weevils (Coleoptera, Curculionidae, Barinae), in Proc. Haw. Ent. IX, 1, 1935, p. 45—48. — HELLER, K. M.: Neues über die Unterfamilien der Otiorrhynchinae und Calandrinae, besonders von *Piezonotus* u. *Nassophasis*, in Arb. morph. tax. Ent. Berlin-Dahlem VIII, 3, 1941, p. 158. — KALSHOVEN, L. G. E.: De Plagen van de Cultuurgewassen in Indonesie. Van Hoewe, 'S-Gravenhage/Bandoeng, p. 834—836. — MAATSCH, R.: Illustriertes Gartenbaulexikon. Paray, 1955. — MARSHALL, Guy A. K.: New Oriental Curculionidae (Col.), in Stylops I, 10, 1932, p. 216. — PAPE, H.: Krankheiten und Schädlinge der Zierpflanzen und ihre Bekämpfung. Parey, 1955.

THE FIRST INSTAR LARVA OF EPICAUTA, SUBGENUS GNATHOSPASTA (Coleoptera: Meloidae)

FLOYD G. WERNER

University of Arizona, Tucson, Arizona, USA

The tribe *Epicautini*, of the subfamily *Lyttinae*, contains the following genera, as recognized by the author: *Epicauta* Dejean in Eurasia, Africa, Madagascar, East Indies, North and South America; *Denierella* Kaszab, Oriental region; *Psalydolytta* Péringuey, Africa to the Oriental region; *Anomalonychus* Saylor, South America; *Pleuropompha* LeConte, southwestern United States and northern Mexico; and *Linsleya* MacSwain, western United States. The last is quite different from the rest and contains species previously assigned to *Lytta*. *Epicauta* is much the largest genus and contains more diverse elements than the rest.

The genus *Epicauta* is relatively uniform in the Old World, where it ranges over most of the continental area and to Madagascar and the East Indies, but not into the Australian region. In the New World it is strictly continental and much more diverse. Several attempts have been made to divide the American species into groups that have phylogenetic significance; most of the variation occurs in North America, but several unusual species groups are restricted to South America.

The author recognizes three subgeneric divisions of *Epicauta* in North American and extreme northern South America, only the nominate subgenus being shared with other regions. The subgenus *Henous*, with a single apterous species, has recently been shown by MacSwain (1956) to differ rather strikingly from the other species of the genus in that the first instar larva has a row of twelve setae along the posterior margins of abdominal terga one to eight, while only ten setae are found in this row elsewhere in the genus. The remainder of the North American species are assigned to subgenera *Epicauta* and *Gnathospasta* Horn.

The members of the subgenus *Gnathospasta* differ from all other known species of *Epicauta* in having a small comb at the apex of the inner side of the adult male posterior tibiae. This metatibial comb is very well developed in most species, but evanescent and even absent in many individuals in a few. However, its presence seems to delimit a natural unit within the genus, with a series of characteristics that are difficult to define in all cases but recur with enough regularity to indicate relationship.

The other major division of North American *Epicauta* that has been used separates *Epicauta* and *Macrobasis*, as distinct genera. The species assigned to *Macrobasis* have the second segment of the adult antennae more than one-half as long as the third and often have both the first and second segments much enlarged in the male. From the standpoint of easy recognition, this division is very useful. Both sexes can be assigned to the genus, with very little difficulty in most cases.

Of the species that were formerly placed in *Macrobasis*, all but four species groups are now assigned to *Epicauta* (*Gnathospasta*) because the males have metatibial combs. Four groups do not, these centering around *immaculata* (Say), *albida* (Say), *tenuilineata* (Horn) and *tenuis* (LeConte). Several additional groups, which would be placed in *Epicauta* on antennal characters, have the metatibial comb and are assigned to subgenus *Gnathospasta*. These center around *ingrat*

Fall, *alastor* Skinner, *uniforma* Werner and *funesta* (Chevrolat). The Uniforma-Group contains some species that would be assigned to *Macrobasis* if only antennal characters were used, but which had been assigned to *Gnathospasta* when this group was regarded as a separate genus. For a list of species see Werner, 1954 and 1958.

It is the purpose of this paper to investigate the clues that may be afforded by a study of the first instar larvae as to which division means the more phylogenetically.

Fortunately, two members of the subgenus *Gnathospasta* have already been described in the larval stage, by MacSwain (1956). The author did not realize that *fabricii* (LeConte) and *murina* (LeConte) are referable to this subgenus until quite recently and MacSwain listed them as *Epicauta* (*Epicauta*). The metatibial comb is evanescent in *fabricii* but present, and sometimes fairly well developed, in many specimens. The species closely related to *fabricii* are *murina*, *subglabra* (Fall) and *flavocinerea* (Blatchley). *flavocinerea* has metatibial combs in all males examined and *subglabra* has them poorly developed in a few specimens. *Murina* and *subglabra* differ so little in the adult stage that they must be very closely related; many populations are difficult to assign to one species or the other. *Fabricii* and *murina* differ only slightly in the first instar larva and are quite similar in the adult stage. The whole group is hereby transferred to the subgenus *Gnathospasta*, as the *Fabricii*-Group. It would be assigned to *Macrobasis* on adult antennal characters.

On the basis of the two species known in the larval stage, the members of the *Fabricii*-Group differ from all other known species of *Epicauta* in that the first instar larva has the seventh abdominal sternum well developed and sclerotized, in that the second segment of the labial palpi bears two setae and in that the third segment of the maxillary palpi is distinctively shaped (MacSwain). Of these characteristics, the development of the seventh sternum is perhaps the most significant, since both the number of setae on the second segment of the labial palpi and the shape of the third segment of the maxillary palpi vary within the members of the subgenus *Epicauta* that MacSwain treated.

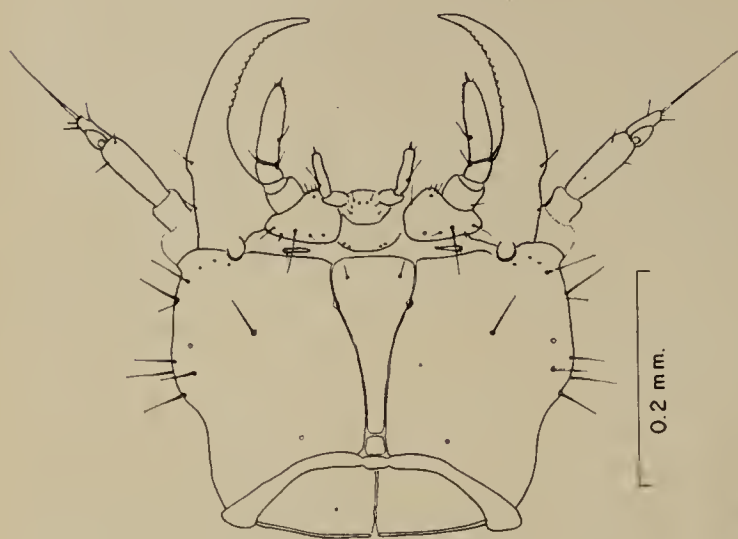
The author has obtained first instar larvae of *Epicauta* (*Gnathospasta*) *uniforma* Werner, a member of the *Uniforma*-Group. The metatibial comb is well developed in the adult male of this species but the species would be assigned to *Epicauta* on antennal characters. The larva is unlike those of the *Fabricii*-Group in all of the distinctive characters pointed out for that group by MacSwain. Therefore these features cannot be relied in themselves as the distinguishing features of the subgenus in the first instar larva. Nevertheless, *uniforma* does have one difference from all the known species of North American *Epicauta*. In the other species the apex of the third segment of the maxillary palpi has a distinctive sensory area, which is membranous and bears numerous papillae. In *uniforma* there is no indication of a membranous sensory area, the twelve or so papillae arising from a well sclerotized portion of the segment. In addition the third segment is more than three times as long as broad, while it is rarely even slightly more than twice as long as broad in subgenus *Epicauta*.

Of the species for which the first instar larva is known, four would be assigned to *Macrobasis* on antennal characters but to subgenus *Epicauta* on the absence of a metatibial comb in the adult male; *immaculata* (Say), *segmenta* (Say), *albida* (Say) and *longicollis* (LeConte). These differ very little in the first instar larva from other species that would be assigned to *Epicauta* in both classifications (see MacSwain, 1956). The members of the *Fabricii*-Group, which would be assigned to *Macrobasis* on adult antennal characters but to *Gnathospasta* because of the possession of a metatibial comb in the adult male, differ strikingly from all known species of *Epicauta* (*Epicauta*) in the first instar larva. And the first instar larva of *uniforma*, which would be assigned to *Epicauta* on antennal characters but to *Gnathospasta* on the metatibial comb of the adult male, also differs from all known species of *Epicauta* (*Epicauta*) in at least one apparently significant way.

Unfortunately, the two groups in subgenus *Gnathospasta* for which the first instar larva is known do not share distinctive features in this stage. About all they have in common is a uniform pale coloration, which they share with some species of the nominate subgenus. The subgenus *Gnathospasta* would seem to be distinct from subgenus *Epicauta* but perhaps as variable within itself as the subgenus *Epicauta*, both in adult antennal characteristics and in features of the first instar larva.

Following is a description of the first instar larva of *uniforma* in the terminology of MacSwain:

***Epicauta* (*Gnathospasta*) *uniforma*, Werner**



Epicauta (*Gnathospasta*) *uniforma* Werner.

Ventral view of head of first instar larva, drawn with the aid of a microprojector. The mandibles have been so oriented in the drawing that they do not interfere with clear delineation of nearby structures.

Color uniformly pale tan. Body surface and dorsum of head finely reticulate. *Head* including crossed mandibles slightly longer than pro- and metothorax combined; lateral margins emarginate; gula slightly more than one-half as long as greatest width of head; gular setae normal. *Antennae* slender; second segment twice as long as third segment, two long and one short setae at apex of second segment; sensory organ as wide as third segment, reaching slightly more than two-thirds of the distance to apex of third segment; terminal seta one-eighth longer than second segment. *Mandibles* very slender; bearing about seventeen "teeth", about twelve "teeth" seen in outline, "teeth" truncate apically; mandibular setae subequal. *Maxillary palpi* with third segment about three and one-half times as long as wide, almost straight on outer margin; sensory area poorly defined, not membranous, on less than apical third of segment; papillae of this area short, sparse; twelve or less in number; two-segmented sensory appendix as long as width of second segment of labial palpi. *Labial palpi* with first segment slightly more than half as long as second segment; second segment three times as long as its greatest width, single seta on second segment reaching four-fifths to apex of segment; two-segmented sensory appendix four-fifths as long as that on apex of maxillary palpi. *Thorax* less than one-third as long as body; prothorax slightly shorter than meso- and metathorax combined; line of dehiscence extending full length of pro- and mesonotum, absent on metanotum. *Abdomen* with ten setae in marginal row on terga one to eight; spinelike evagination small but present at base of marginal setae on tergites one to six, and at bases of longer setae in marginal row on terga seven and eight; fifth tergum about four times as wide as long, posterior marginal setae from 0.37 to 0.72 as long as segment; setae on median transverse row short, the longest about 0.18 as long as segment; pleurites ventral, fifth pleurite as long as wide, spiracle on lateral third; first abdominal spiracle seven-tenths the diameter of the mesothoracic spiracle, about one and one-sixth times diameter of second abdominal spiracle, remaining spiracles subequal to second; sternum with segments one to seven weakly sclerotized, sternum of seventh segment with median sclerotized areas each including two setae, segments eight and nine well sclerotized. *Legs* with

distance from articulation to apex of first coxa 1.6 as long as greatest width of coxa; anterior femora with six or seven lanceolate setae; anterior claw with longest seta reaching point more than four-fifths distance from base to apex of claw. Body length 1.88 mm, caudal setae 0.47 mm.

Described from 50 larvae, adults collected 20 mi. east of Pearce, Cochise County, Arizona, Aug. 27, 1958, F. G. Werner, Feeding on *Solanum elaeagnifolium*: eggs Aug. 30; larvae by Sept. 22.

REFERENCES

- MacSWAIN, J. W. 1956. A classification of the first instar larvae of the Meloidae (Coleoptera). Univ. California Publ. Ent. 12: i-iv, 1-182, pl. 1-30. — WERNER, F. G. 1954. A review of the subgenus *Gnathospasta* of the genus *Epicauta* (Meloidae). Coleop. Bul. 8 (1): 25-27. — WERNER, F. G. 1958. Studies in the genus *Epicauta* of the North American continent (Meloidae) II. The Uniforma-Group. Coleop. Bul. 12: 1-19.

REDEFINITION OF THE GENUS ACANTHINUS AS AN IMPORTANT ELEMENT IN THE ANTHICID FAUNA OF THE NEOTROPICAL REGION (Coleoptera: Anthicidae)

FLOYD G. WERNER

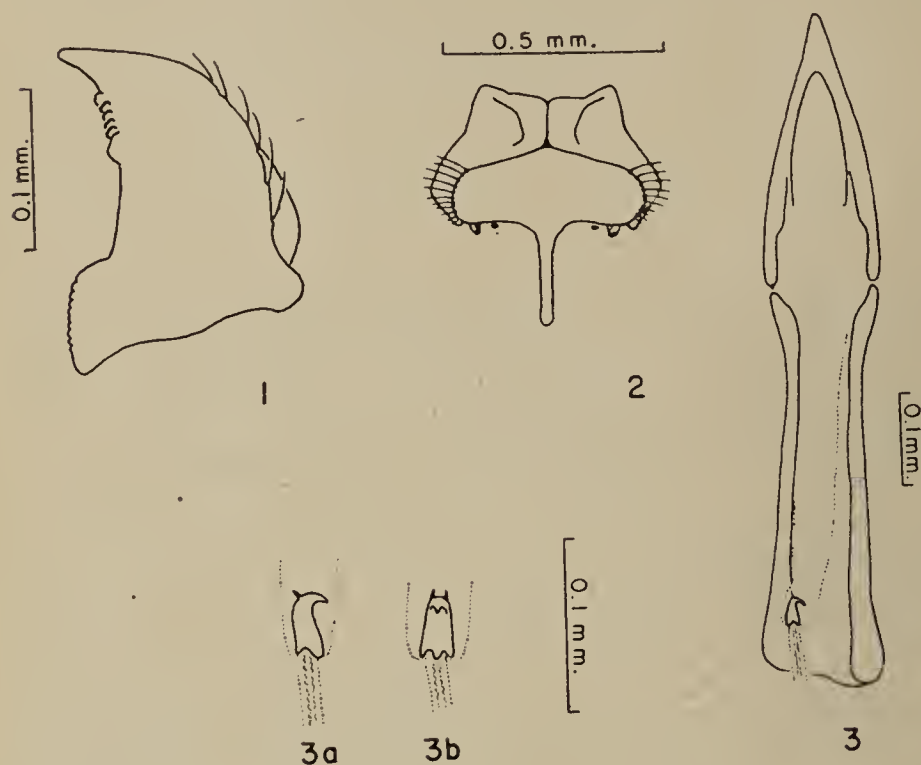
University of Arizona, Tucson, Arizona, USA

Acanthinus was proposed as a subgenus of *Anthicus* by La Ferté-Sénectère in 1848 and later informally elevated to generic rank by Casey in 1895. The type species is *Anthicus quinotialis* La Ferté, by original designation. La Ferté's diagnosis of the taxon included the following characteristics: prothorax rugose, anteriorly globose, usually subspinose laterally; elytral punctures more or less seriate. The five species included by La Ferté were from tropical America. Casey noted that the mesosternum is expanded laterally in *spinicollis* La Ferté, a species that ranges into the southern part of Texas in the United States. He did not distinguish the genus from the others he included in his key to the arctic genera, except by mention of the serially arranged elytral punctures in his note on the genus and species. Maurice Pic, who added many species to the list of Neotropical Anthicidae, did not recognize the group as a distinct genus, but did add several species to the subgeneric level.

One of the first problems that must be faced in dealing with the New World Anthicidae is whether to recognize the various genera described by Casey. They are quite distinct in the Nearctic fauna but part of them are extremely difficult to define so that they would include species from south of the United States border. Almost all are completely distinct from any elements of the Old World fauna, only Casey's genus *Hemantus*, which equals *onadus* Mulsant and Rey and is regarded as part of *Anthicus* in the Old World, and some of *Anthicus*, s. str., have any very close affinities with the Old World fauna, at least in the complex listed as *Anthicus* in Pic's section on Anthicidae in the Junk Catalog. The author has attempted to redefine not only Casey's genera but other elements in the New World fauna on a morphological basis, using both external and internal struc-

tures. A representative sample of Old World forms has been included for comparison. Some of the previously described genera that have been combined with *Anthicus* are so different that it is doubtful that they are closely related at all. This is especially true of *Ischyropalpus* La Ferté and *Lappus* Casey, which are obviously related to each other but not to the rest of the *Anthicidae*.

The species referred to *Acanthinus* here are not greatly different from *Anthicus*, s. str., in most of their structure. They do differ in the possession of a peculiar development of the right mandible. A sort of rasp is present between the apical teeth and the molar area, as shown in figure 1. A simple to triple tooth is present in this area in *Anthicus* and other genera; the left mandible is not toothed between the apical and molar areas in either. The rasp is present in *Acanthinus aequinoctialis*, the genotype and species illustrated, and the other species assigned to *Acanthinus* by La Ferté, but is also present in species that do not comply with his diagnosis of the group on external characters.



Acanthinus aequinoctialis (LaFerté), male
Nova Teutonia, Sta. Catarina Prov., Bra-
zil, Nov. 9, 1949, Fritz Plaumann.

1. Right mandible, dorsal view. 2. Mesosternum. 3. Male genitalia, ventral view as they lie in the abdomen: a) gonopore armature, "lateral" view, b) "ventral" view.

Correlated with the presence of the mandibular rasp are certain other morphological features: the mesosternum is always expanded laterally, sometimes even visible from above, and the expanded portions bear setae on their edges (figure 2). Members of the genera *Baulius* Casey, *Vacusus* Casey, *Euvacusus* Casey and *Formicilla* Le Conte, s. str. and the cosmopolitan *Anthicus floralis*, have the mesosternum similarly dilated, although they have simple teeth on the right mandible. The mesosternum in these genera may be fringed with setae or long setae may arise from the mesepisternum, just lateral to the mesosternum. In *Acanthinus* the male genitalia have a simple, slender, tegmen, not showing any trace of separate parameres (figure 3). The gonopore armature has not yet been examined in all the species but it is bilaterally symmetrical and usually well sclerotized in all examined (figures 3 a, b). The simple tegmen is not unique in the family, by any means, but bilateral symmetry of the gonopore armature seems to be.

I propose that *Acanthinus* be re-elevated to the generic level but that it be redefined to include all species in which the right mandible bears a rasp. All known species have the mesosternum expanded laterally and the tegmen of the male genitalia simple, and all species so far examined have a bilaterally symmetrical structure associated with the primary gonopore, here called the gonopore armature. The species formerly assigned to *Acanthinus* La Ferté, *Dilandius* Casey, *Liobaulius* Casey, the American species assigned to the Old World genus *Leptaleus* La Ferté, including subgenus *Pseudoleptaleus* Pic, and

many New World species formerly assigned to *Anthicus* Paykull, *Formicilla* Le Conte and *Formicomus* La Ferté are now assigned to *Acanthinus* La Ferté.

The body form of the species in this assemblage is somewhat diverse and, were it not for the fact that the various shapes grade into each other, as do the various types of sculpture, there might be a basis for the recognition of many separate genera, including those set up by Casey. The author has not been able to find stable differences that would support such division.

The prothorax is perhaps the most variable part of the body, with the head varying somewhat along the same lines. Some species, including all those originally assigned to *Acanthinus*, have the prothorax only feebly constricted toward the base, with the sides more or less subspinose. The sculpture ranges from densely, almost granulosely, micro-reticulate to smooth and shiny, with scattered deep punctures. The species with granulose surface often have the head sharply angled at the tempora. There is a gradual transition to part of the species Casey included in *Lioabaulius* and others like them, in which the surface is shiny, with deep to shallow punctures. In all these species the head and prothorax are essentially glabrous, except for erect tactile setae.

Other species, such as *A. concinnus* (La Ferté), have the head, prothorax and elytra quite densely clothed with fine, appressed pubescence, and finely punctured. These have the prothorax only feebly constricted. The species that have been placed in *Leptaleus* and *Pseudoleptaleus* are generally smooth, with the prothorax constricted at the sides but not across the dorsal surface or only slightly so, and often have the anterior portion of the prothorax humped and the omoplates of the elytra pointed. Most of these species have the elytra pale in the transverse impression near the base. The most extreme forms are those formerly placed in *Dilandius* and *Formicilla*. In these the prothorax is usually quite elongate, with a very deep constriction that continues dorsally as a saddle, and the head narrow, sometimes pointed at the base. The pubescence may be dense and conspicuous, at least in bands and other markings, as in the species assigned to *Dilandius*, to be absent except for the tactile setae, as in the species formerly assigned to *Formicilla*. The transition is very gradual.

Running through the entire genus as redefined is one external characteristic that may be useful in diagnosis. This is the possession of very thick or very long, erect tactile setae on head, pronotum and elytra. These setae are often broken in poorly prepared specimens, but some of them can usually be found, even in specimens that have been pushed into glue on card mounts. They tend to be serially arranged on the elytra.

All but one of the known species are confined to the New World, and almost exclusively to the Neotropical region. A few are found in the United States east of the Rocky Mountains. A single species, *Acanthinus pallipes* (Lea), is known from Queensland, Australia. Other species in Australia have the mesosternum expanded but this one has the sides of the prothorax subspinose, much as in some South American species.

Following is an alphabetical list of the species that can be assigned to *Acanthinus* as redefined. The list is probably not complete, since not all of the described Neotropical species have been examined; no attempt has been made to record new synonymy.

Acanthinus LaFerté

- anthicus* (*Acanthinus*) LaFerté, 1848, Monographie des Anthicus et genres voisins: 106, 136.
Pic, 1911, Coleopterorum Catalogus, pars 36: 30.
anthinus, Casey, 1895, Ann. New York Acad. Sci. 8: 732.
landius Casey, op. cit.: 642.
baulius Casey, 1904, Canadian Ent. 36: 316.
rmicilla auctt., nec LeConte, 1851, Ann. Lyceum Nat. Hist. New York 5: 152; in part.

Formicomus auctt. (New World species, in part. Some are referable to other genera, such as *Ischyropalpus*.)
Leptaleus auctt. (New World species), nec LaFerté, op. cit.: 106.
Leptaleus (*Pseudoleptaleus*) and *Pseudoleptaleus* auctt. (New World species), nec Pic, 1903, Ann. Mus. Genova (2) 20: 603, nota.

aequinoctialis (LaFerté, 1848)
albicinctus (LaFerté, 1848)
 v. *semirufus* (Pic, 1915)
antennatus (Pic, 1897)
argentinus (Pic, 1913)
bicallosus (Pic, 1904)
bicoloripes (Pic)
bimaculifer (Pic, 1899)
 v. *carlosi* (Pic, 1904)
 v. *immaculifer* (Pic, 1908)
 v. *latemaculifer* (Pic, 1914)
bispinosus (Pic, 1954)
bituberculatus (Champion, 1890)
boggianii (Krekich, 1913)
breveimpressus (Pic, 1954)
camelus (Pic, 1902)
caracasensis (Pic, 1914)
championi (Pic, 1894)
 concolor (Champion, 1890)
charveini (Pic, 1942)
chevrolati (Pic, 1915)
clavatus (Heberdey, 1938)
clavicornis (Champion, 1890)
compressicollis (Pic, 1914)
concinus (LaFerté, 1848)
 = *troglodytes* (Boheman, 1868)
coniceps (Pic, 1937)
crassicornis (Champion, 1890)
cubanensis (Pic, 1917)
cubanus (Pic, 1944)
cuyabanus (Pic, 1909)

decoratus (Krekich, 1913)
dromedarius (LaFerté, 1848)
exilis (LaFerté, 1848)
festivus (Champion, 1890)
foveiventris (Champion, 1890)
fronteralis (Casey, 1904)
fryi (Heberdey, 1938)
germaini (Pic, 1909)
 v. *bicruciatu*s (Pic, 1909)
gibbicollis (LaFerté, 1848)
gibbosus (Pic, 1912)
gracilipes (Champion, 1890)
grossoanus (Pic, 1931)
groulti (Pic, 1901)
histrion (LaFerté, 1848)
invalidus (LaFerté, 1848)
 = *albicornis* (Champion, 1890)
isthmicus (Champion, 1890)
leporinus (LaFerté, 1848)
 v. *confusus* (Pic, 1895)
longiceps (Heberdey, 1938)
longicornis (Pic, 1909)
lulingensis (Casey, 1904)
maculifer (Pic, 1898)
minasensis (Pic, 1904)
myrmecops (Casey, 1895)
nigrotibialis (Pic, 1914)
nitidiceps (Pic, 1897)
nitidioriceps (Pic, 1942)
occipitalis (Heberdey, 1938)
opacicornis (Pic, 1895)
ornatus (Heberdey, 1937)
pallipes (Lea, 1895)

piligibbosus (Pic, 1917)
plicaticeps (Pic, 1915)
pulchellus (Champion, 1890)
punctatissimus (Champion, 1890)
punctatus (Pic, 1904)
quinquemaculatus (LaFerté, 1848)
regularis (Heberdey, 1938)
rugosus (LaFerté, 1848)
scitulus (LeConte, 1852)
semibrunnescens (Pic, 1913)
semplicatus (Pic, 1915)
septemnotatus (Champion, 1890)
spectans (Casey, 1904)
spinicollis (LaFerté, 1848)
strangulatus (Pic, 1895)
striatopunctatus (LaFerté, 1848)
 v. *discolor* (Pic, 1897)
subfasciatus (Pic, 1915)
subtropicus (Casey, 1904)
sulcipennis (Champion, 1896)
temporalis (Heberdey, 1938)
trifasciatus (Fabricius, 1801)
 v. *bis trinotatus* (Pic, 1897)
tucumanensis (Pic, 1901)
unicus (Casey, 1895)
unituberculatus (Pic, 1913)
validiceps (Pic, 1942)
varicornis (Champion, 1890)
vinculatus (LaFerté, 1848)

GEOGRAPHICAL VARIATION IN THE *TROPISTERNUS MEXICANUS* (CASTELNAU) COMPLEX (Coleoptera: Hydrophilidae)¹

FRANK N. YOUNG

Indiana University, Bloomington, Indiana, USA

The *Tropisternus mexicanus* complex is a group of brightly colored water beetles restricted to North America. The close relationship of the described "species" has been recognized for many years, but the group has only recently been studied in detail. In South America, *mexicanus* is replaced by *collaris* (Fabricius) which is similar in color pattern and also shows considerable regionally correlated variation.

¹ Contribution No. 692 from the Zoological Laboratories of Indiana University, aided by grant from the National Science Foundation and the U.S. Public Health Service.

Munsee (1953) studied the available material of *T. mexicanus* biometrically. He showed that on the basis of size and body proportions alone the various color forms within the United States could not be distinguished. His data showing significant differences in body proportions and size between the Mexican and United States populations are questionable because only small numbers of specimens were available, and all of these were pooled. This threw together obviously different samples from western and southern populations. A comparison of small series from northeastern Mexico, from which region material was not available to Munsee, does not confirm the sharp break between the U.S. and Mexican populations. It is therefore concluded that a uniform north-south cline in size and proportions is involved rather than a stepped cline.

Sharp (1883) pointed out that differences in the punctation of the elytra and especially of the epipleural margins were distinctive differences between *mexicanus* and *striolatus* (LeConte). In this regard, *viridis* (Young and Spangler, 1956) closely resembles *striolatus*, and in most specimens from the United States regardless of the color pattern the elytral punctures are coarse and the epipleural punctures extend almost to the humerus. In central and southern Mexico into Nicaragua, however, the populations are uniformly more finely punctate with the epipleural punctures evident only behind the middle of the elytron. In northeastern Mexico coarsely punctate forms with extended epipleural punctation occur together with more finely and sparsely punctate forms from which they do not differ perceptibly in color pattern, male genitalia, or other morphological characters. The geographical area involved is large, and these observations are interpreted as indicating intergradation of forms with the *mexicanus*-type punctation and that of *striolatus*. Specimens with *mexicanus*-like color patterns from Texas, Oklahoma, Kansas, northwest Arkansas, and Missouri, resemble *striolatus* rather than *mexicanus* in punctation. Munsee (1953) also pointed out that they are biometrically more like their latitudinal equivalents among the *striolatus* populations in the eastern United States than like their color equivalents to the south in Mexico.

On the basis of size, proportions, punctation and other morphological characters, all of the populations within the United States are relatively uniform. The differences which occur are in the nature of clinal variation from north to south, and there is no distinct break even between *striolatus* and *viridis*. The variation in color pattern is not concordant with the other characters. As mentioned above some specimens from a narrow strip running through central Texas and Oklahoma into Kansas, northwestern Arkansas, and central Missouri are identical with *mexicanus* in color pattern although resembling *striolatus* in punctation and other characters. These light colored forms are associated with intermediates, some resembling *mexicanus* and some *striolatus* in color pattern. Some specimens from another narrow strip running from western Florida and southern Alabama through southern Georgia into South Carolina and possibly North Carolina show color patterns intermediate between *striolatus* and *viridis*. In neither of these areas of intergradation of color patterns do the patterns show a complete range between the extremes. Instead, they seem to represent step-like stages from *mexicanus* to *striolatus* or from *striolatus* to *viridis*. This, together with preliminary studies on the chemical nature of the pigments², led me (1958) to hypothesize that polygenes were involved rather than strictly environmental controls and that part of the observable variation was due to the penetration of genes into originally separated populations. This hypothesis has been partially confirmed by rearing specimens in a uniform environment without change in the parental

² The chemical-physical basis of the color pattern in these beetles is complex. The metallic greenish-black sheen which forms the main elements of the dark pattern is resistant to all except prolonged bleaching in 10% hydrogen peroxide. A dark suffusion of the yellow or reddish background pigment in some specimens is less resistant. It was concluded that the greenish-black sheen is partly physical in nature. Emersion in alcoholic ferric chloride produced intense darkening of the originally yellow or reddish portions of the cuticle in all forms, but this darkening, apparently produced by reaction of phenolic compounds with metallic salts, is not identical in appearance with the dark coloring of untreated specimens. Extension of the dark pattern as in *viridis* does not, therefore, seem to be due to the same cause as the diffuse darkening (diffuse anism), and is probably not directly controlled by environment. Mr. David Wooldridge has recently reared *Tropisternus lateralis nimbatus* (Say) under a variety of environmental conditions, with no perceptible difference in the yellow margin of this species is noticeable even under the most diverse conditions. The final pattern apparently results from the rate of pigment formation in different portions of the cuticle, and it is possible that this may be modifiable by environmental conditions during pupation.

color pattern. Further support for it can be derived from a study of the frequency of color patterns in large series of specimens.

A rating schema for various head, pronotal, and elytral patterns was prepared as shown in Figure 1. The individual figures were prepared from camera lucida drawings. About 1700 specimens from Nicaragua, Mexico, and the United States were examined and the head, pronotal, and elytral patterns matched with the figures and tabulated. It is admitted that such a technique may create an artificial impression of the range of variation, but it at least allows some quantification of the results of examination. The head and pronotal patterns show the greatest reliability of rating on being rechecked. The elytral patterns were difficult to assay, and the results are not considered satisfactory.

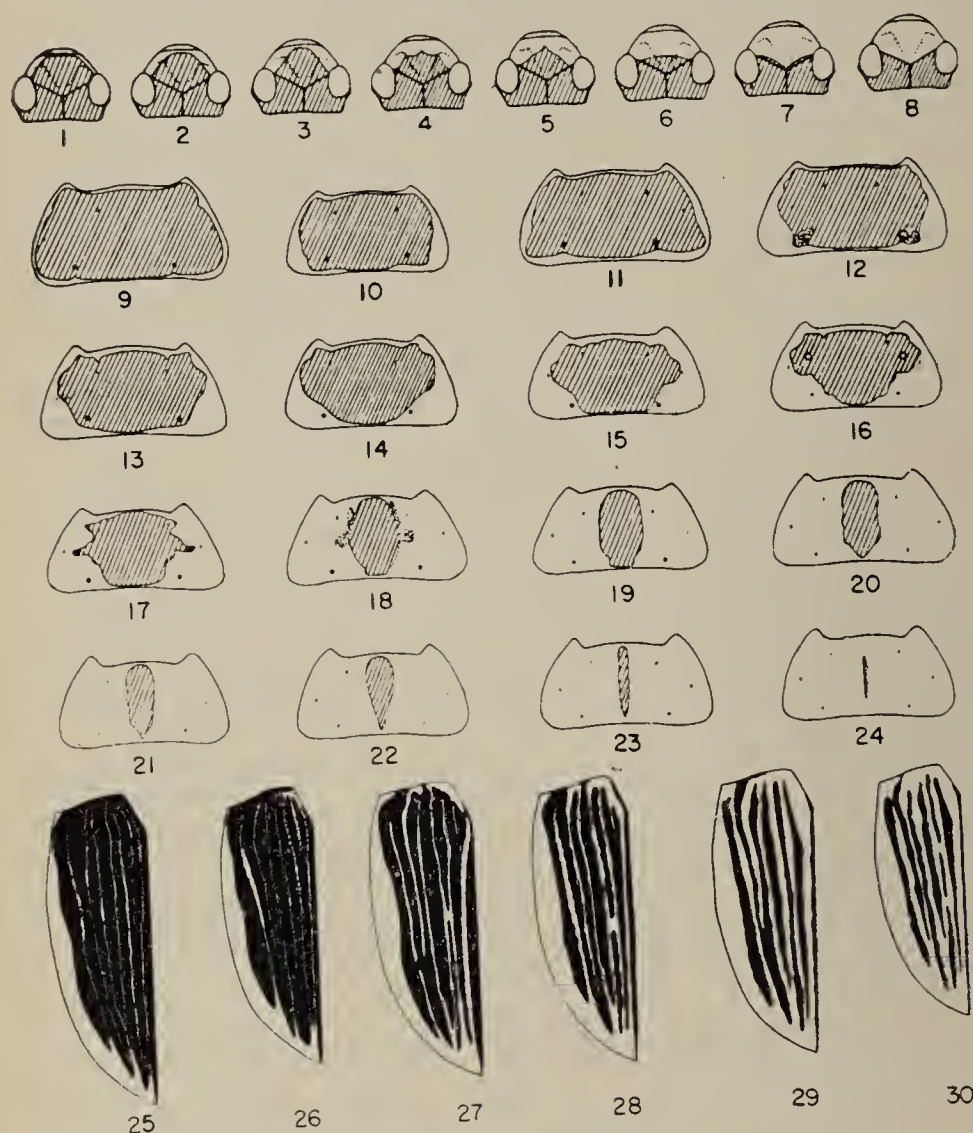


Fig. 1. Diagrammatic representation of head, pronotal, and elytral patterns of members of *Tropisternus mexicanus* complex. The cross-hatched areas represent dark pigment.

Figure 2 shows the frequency of occurrence in percentages of the different patterns of Figure 1. For the purpose of comparison the pronotal patterns were grouped by two. Figure 2 includes 905 specimens from the total available. About 800 additional specimens examined were largely from peninsular Florida and the eastern United States. The samples represented in Figure 2 were composed as follows:

- A. Nicaragua and Mexico based on 160 specimens including material from Michoacan, Nuevo Leon, Sinaloa, Sonora, Tamaulipas, and Vera Cruz. The specimens from Sinaloa and Sonora include the majority of those with head pattern 8 and all of those with elytral patterns 31 and 32 which are reduced and fragmented patterns not represented on Figure 1. These western Mexican specimens may represent a distinct population.
- B. Central Missouri based on 100 specimens from Boone County. In this area patterns resembling both *mexicanus* and *striolatus* occur together with intermediates. About 50 additional specimens from southeastern Missouri are mostly indistinguishable from typical *striolatus* and relatively few resemble *mexicanus*. The few scattered collections from central Texas, Oklahoma, Kansas, and northwestern Arkansas show a range of variation similar to that shown in the series from central Missouri.

- C. Eastern United States based on 315 specimens from Illinois, Indiana, Tennessee, southeastern Arkansas, and Louisiana.
- D. Southern Alabama and southern Georgia based on 100 specimens from the area of apparent integradation of *striolatus* and *viridis*. Additional specimens from western Florida show a very similar range of variation.
- E. Eastern Georgia and peninsular Florida based on 230 specimens, the Florida specimens being from the northcentral, central, and southern parts of the state.
- F. Total based on 905 specimens represented by areas in A through E above. The frequencies were not weighted for sample size.

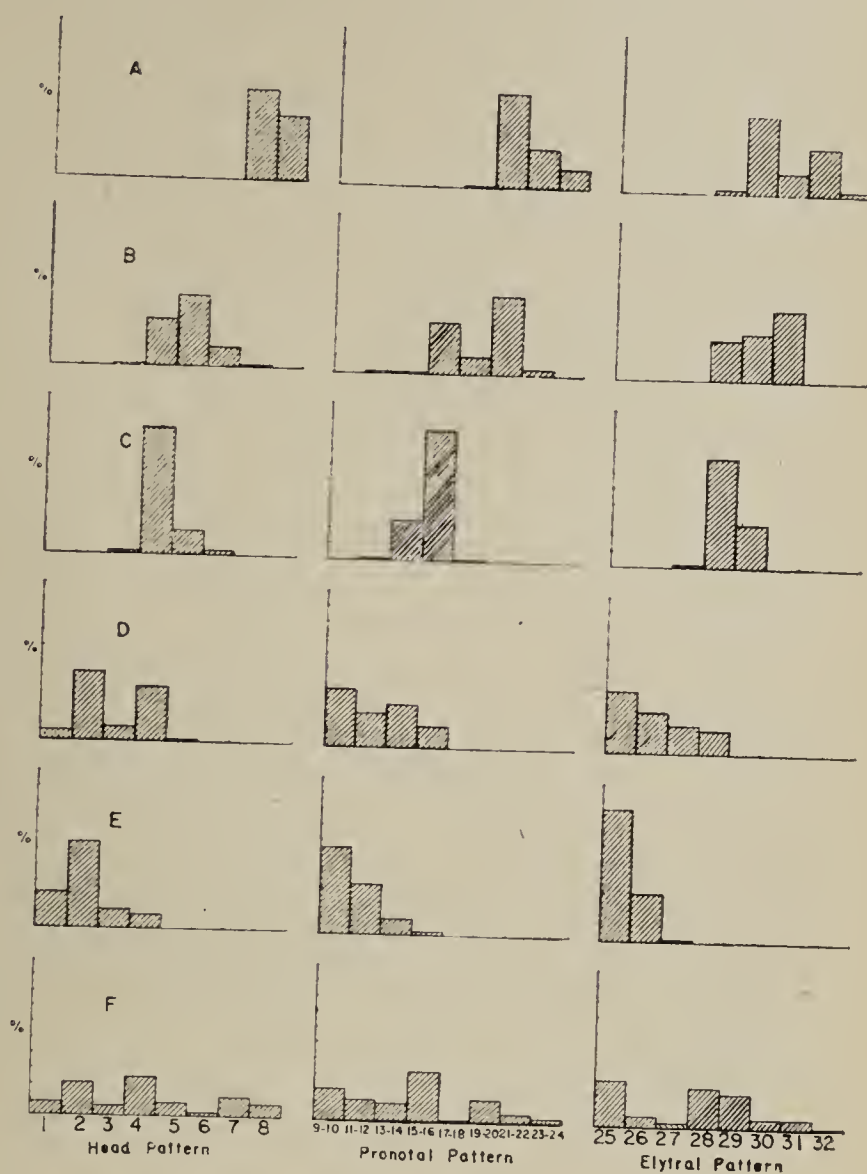


Fig. 2. Frequency histograms of head, pronotal, and elytral patterns of members of *Tropisternus mexicanus* complex. Compare with Fig. 1. Explanation in text.

The greater uniformity of the samples from Nicaragua-Mexico, the eastern States, and southern Georgia and peninsular Florida is evident. These areas correspond to those occupied by the recognized subspecies *mexicanus* (s. str.), *striolatus*, and *viridis* respectively. The concordance of head and pronotal patterns is high, but the elytral patterns do not always correspond. The latter divergence may be due to the difficulty of rating elytral patterns 27, 28, 29, and 30 because of the occasional presence of diffuse melanization, oily stains, and other variables due to preservation.

In contrast, the samples from central Missouri and from southern Alabama and Georgia (also western Florida) show a wide range of variability, and the intermediate patterns are not represented proportionally. Unfortunately, the areas of greater variability correspond to areas in which climatic changes are also abrupt. The uniformity of the color patterns of specimens from widely separated localities ranging over wide latitudinal distances, however, seems to preclude major climatic factors as simple direct influences.

If microclimate is a direct factor, one would expect a more normal distribution of the frequencies of patterns in small local populations and a more random appearance of patterns in large samples due to chance local climatic conditions. Neither of the expect-

tations is realized. In Figure 2, B is based on specimens from a single small county yet shows two distinct peaks in the pronotal patterns corresponding to the typical patterns of *striolatus* on one hand and *mexicanus* on the other. In contrast, C based on specimens from five states, the most remote localities being nearly 600 miles apart, shows only one peak in frequency for head, pronotal, and elytral patterns respectively. Also in contrast to the central Missouri sample, specimens from Indiana are remarkably uniform in pattern. The latter state has periods of weather as dry as the Sonoran deserts and others as wet as peninsular Florida, yet no specimen with a pattern anything like typical *mexicanus* or conversely *viridis* has been observed among several hundred.

In general, the study of the color patterns is not conclusive, but the uniformity over large areas, the narrowness of the zones in which apparent intergrades occur, the step-like nature of the intermediates, and the failure to find extreme patterns at random give greater support to the hypothesis of genetic rather than strict environmental control. If the control is primarily genetic, at least three pairs of genes are involved. These probably affect the rate of deposition of different pigments in the cuticle. Environmental effects, perhaps including diffuse melanization, superimposed upon the genetic effects could explain the range of variation observed in local populations.

If the hypothesis of polygenic control of the color patterns is fully confirmed, we will have available for study a convenient group of insects in which it may be possible to determine actual rates of gene flow and survival under a changing climatic regime and many degrees of human intervention ranging from simple pastoral agriculture to gross radioactive pollution.

REFERENCES CITED

- MUNSEE, J. R. 1953. A preliminary report on biometrical studies on *Tropisternus striolatus* (LeConte) and *T. mexicanus* (Castelnau) (Coleoptera: Hydrophilidae). Proc. Indiana Acad. Sci., 53: 207—210. — SHARP, D. 1883. Revision of the species included in the genus *Tropisternus* (Fam. Hydrophilidae). Trans. Ent. Soc. London, (1883): 91—117. — YOUNG, F. N. 1958. Preliminary evidence for gene flow among North American populations of *Tropisternus mexicanus* (Castelnau) (Coleoptera: Hydrophilidae). Proc. Tenth Intern. Congress of Ent., 1: 199. — YOUNG, F. N. and P. J. SPANGLER. 1956. A new name for the dark race of *Tropisternus mexicanus* (Castelnau) from the Southeastern United States. Quart. Journ. Florida Acad. Sci., 19: 89—92.

ÜBER DIE BERECHTIGUNG DER STYLOPS-ARTEN

V. SZÉKESSY, Budapest

„Jede *Andrena*-Art besitzt ihre eigene *Stylops*-Art.“ „Alle in *Andrenen* lebende *Stylops*-Exemplare gehören einer einzigen Art an.“ Das waren die beiden extremen Auffassungen über die Systematik der *Stylops*-Arten. Und auch heute sind wir nicht viel weiter. So beschrieb Bohart noch 1941 in seiner Revision der nordamerikanischen Strepsipteren 20 *Stylops*-Arten und führte außerdem 15 weitere Arten nicht geklärter systematischer Stellung an. Ulrich (1933, usw.) und andere bezweifeln bzw. bestreiten dagegen die Berechtigung der *Stylops*-Arten weitgehendst und weisen dabei auf andere Strepsipteren-Gattungen hin, in welchen die Unzulässigkeit der Wirtsspezifität schon mehr oder weniger bewiesen wurde. Und wo ist nun der Ausweg aus diesem Dilemma?

Die bisher angewendete Methode der Beschreibung der Strepsipteren, welche im allgemeinen auf dem beruht, was wir als Typen-Systematik bezeichnen können und was in seinem Grundprinzip bei den Insekten heute als grundlegend betrachtet werden kann, ist

jedoch bei den Strepsipteren nicht mehr ausreichend. Die Beschreibung einer Art durch möglichst genaue Fixierung ihrer morphologischen und anatomischen Eigenschaften sowie das Festlegen der wichtigsten Körpermaße auf Grund eines oder mehrerer Typenexemplare, ohne Feststellung der Grenzen einer allfälligen Variationsbreite, erscheint nämlich bei den durch ihre uralte entoparasitische Lebensweise und durch die dadurch bedingte weitgehende Uniformisierung ihrer äußeren Merkmale nicht mehr angängig und führt in ihrer Endkonklusion zur Festlegung der einzelnen Arten auf Grund ihrer Wirtstiere, eine Methode, welche heute eben bei den *Stylops*-Arten nicht mehr zu umgehen ist. Zur Klärung der wahrhaften systematischen Zusammenhänge tragen natürlich auch Prägungen von neuen systematischen „Kategorien“, wie z. B. das Aufstellen von sog. „provisorischen Arten“ (Noskiewicz & Poluszyński) absolut nicht bei. Der einzige Ausweg aus diesem systematischen Dilemma liegt nun meiner Ansicht nach in dem Auflösen der Typen-Systematik und in dem Aufstellen statistisch charakterisierbarer Arten, ein Weg, welcher infolge der relativen Seltenheit der Strepsipteren allerdings heute noch schwer zu begehen ist. Diese Auffassung ist also nichts anderes, als die letzte Konsequenz der von Ulrich und anderen schon lange geforderten variations-statistischen Untersuchungen an Strepsipteren.

Aufeinanderkopierte Umrißzeichnungen des Cephalothorax von 7 aus verschiedenen *Prosopis*-Weibchen herauspräparierten *Hylechthrus*-Weibchen.



Der zweite Umstand, den ich in diesem Zusammenhang erwähnen will, ist die bis in die letzten Jahre hinein von vielen Forschern noch als gesichert angesehene Wirtsspezifität der Strepsipteren-Arten bzw. ihre Unhaltbarkeit. Was Ulrich (1933) und auch andere schon lange in Zweifel stellten, bewiesen dann — vorläufig für die Gattung *Elenchus* — die Untersuchungen von Hassan und Lindberg sowie die von Baumert. Ähnlich dürften nun auch nach meinen eigenen Erfahrungen die Verhältnisse bei den *Stylops*-„Arten“ liegen, welche in Zukunft, wenn auch vielleicht nicht zu einer einzigen, so doch zu bedeutend weniger Arten zusammengezogen werden müssen, als bisher beschrieben wurden. Auf die Unhaltbarkeit der Wirtsspezifität der Strepsipteren weist schon eine kurze Durchsicht eines Kataloges der bis heute publizierten *Stylops*-Arten hin. Die meisten Arten sind zwar ausschließlich aus bestimmten *Andrena*-Arten beschrieben, doch finden wir daneben auch *Stylops*-Arten, welche aus zwei oder mehreren *Andrena*-Arten angegeben wurden, sowie andererseits *Andrena*-Arten, welche in der Literatur als Wirtstiere von zwei oder mehreren *Stylops*-Arten fungieren. Als weiterer Beweis für die Unzulässigkeit dieser Ansicht mögen auch meine im folgenden kurz erwähnten Untersuchungen an *Hylechthrus*-Weibchen dienen. An sieben verschiedenen *Hylechthrus*-Weibchen nahm ich nach Pierce die verschiedenen Maße des Cephalothorax auf und kopierte außerdem ihre Umrißzeichnungen aufeinander. Das Ergebnis war folgendes: Fünf Weibchen ergaben übereinstimmende Maßwerte (siehe Tabelle) und auch übereinstimmende Umrißzeichnungen (siehe Abbildung), während an zwei weiteren Weibchen abweichende Werte festgestellt wurden, die ihrerseits von Hofeneder für ein aus Ungarn stammendes Weibchen der Art *H. Sieboldi* S. Saund. publiziert wurden.

	1	1'	2	3	4	5	6 ¹
Szabadka	0,476	0,490	0,210	0,168	0,378	0,308	0,392
Szabadka	0,462	0,476	0,252	0,182	0,420	0,280	0,350
Vörs	0,406	0,448	0,210	0,168	0,322	0,280	0,392
Hadad	—	—	0,196	0,168	0,322	0,280	0,406
Oroszmező	0,448	0,476	0,224	0,196	0,364	0,294	0,364
im Durchschnitt	0,448	0,472	0,218	0,176	0,361	0,288	0,381
Albanien	0,630	0,658	0,280	0,252	0,532	0,406	0,560
Fenyőfő	0,616	0,630	0,266	0,224	0,490	0,350	0,476
Budapest nach Hofeneder	0,663	—	0,391	0,259	0,578	0,391	0,561
im Durchschnitt	0,636	0,644	0,312	0,245	0,533	0,382	0,532

¹ 1 = Breite des Cephalothorax in der Höhe der Stigmen; 1' = größte Breite des Cephalothorax; 2 = Breite der Kopfbasis; 3 = Breite des Kopfes in der Höhe der Mandibeln; 4 = Breite der Basis des Cephalothorax; 5 = Entfernung Stigmen-Kopfspitze; 6 = Gesamtlänge des Cephalothorax.

Die Tabellenwerte und die Umrißzeichnungen weisen also deutlich darauf hin, daß es sich bei den sieben von mir untersuchten *Hylechthrus*-Weibchen um die Vertreter zweier Arten handelt, von welchen die eine mit *H. Sieboldi* S. S. Saund. identisch ist, die andere aber eine neue Art darzustellen scheint. Diese Feststellung wird jedoch erst dann interessant, wenn wir hinzufügen, daß alle sieben untersuchten Weibchen aus verschiedenen *Prosopis*-Arten stammen. So sind die Wirtstiere der beiden Weibchen von *H. Sieboldi* *P. variegata* Panz. und *P. communis* Nyl. (das von Hofeneder publizierte Weibchen wurde aus einem Exemplar der Art *P. brevicornis* Nyl. herauspräpariert), die der anderen Art aber *P. bisinuata* Först., *P. leptcephala* Mor., *P. pictipes* Nyl., *P. styriaca* Först. und *P. punctata* Brullé.

Die Artzugehörigkeit des Wirtstieres stellt demnach kein Kriterium der Wirtswahl der Strepsipteren dar. Wenn es überhaupt solche Kriterien gibt, so sind diese meiner Ansicht nach vor allem in biologischen Momenten zu suchen. Als solche können der Zeitpunkt des Auftretens der Imagines der Wirtsart, ihre aktive Lebensdauer und die Generationenzahl der einzelnen Arten betrachtet werden, also vor allem klimatisch und geographisch bedingte Eigenschaften. Als letztes, wahrscheinlich aber als das am meisten ausschlaggebende Moment möchte ich schließlich noch den Grad bzw. die Entwicklungsstufe der Brutpflege der als Strepsipteren-Wirte in Betracht kommenden Hymenopteren erwähnen. Interessant ist es, daß bis heute nicht eindeutig geklärt werden konnte, welche Eigenschaften eine Hymenoptere besitzen muß, damit sie von einer Strepsipteren-Art als Wirtstier angenommen wird. Verfolgen wir aber schrittweise die Entwicklung der Brutpflege bei den Hymenopteren von der einfachen Eiablage solitärer Arten in Erdhöhlen oder im Inneren von Pflanzen bis zur extremen Brutpflege und zur Aufzucht der Nachkommenschaft bei staatenbildenden Arten und versuchen nun in dieser, nach unseren heutigen Kenntnissen fast kontinuierlichen Entwicklungsreihe die Stellung der Strepsipteren-Wirte zu fixieren, so kommen wir zu der überraschenden Feststellung, daß diese sich fast ausschließlich an einer bestimmten Stelle konzentrieren, welche von Goetsch als „Vorstufen des staatlichen Lebens“ und von Maidl als „Familien“ umschrieben wird. Als Charakteristikum dieser Entwicklungsstufe ist anzusehen, daß die hierher gehörenden Hymenopteren (so u. a. die als Strepsipteren-Wirte bekannten *Stizus*-, *Bembex*-, *Ammophila*- sowie gewisse *Halictus*-Arten) zwar noch keine ausgesprochene Brutpflege zeigen

ihre Brut aber dennoch nicht sich selbst überlassen, sondern die Bruthöhlen auch noch nach der Eiablage des öfteren aufsuchen und die Brut mehr weniger betreuen. Diese bisher nicht beachtete Tatsache muß nun meiner Ansicht nach auch bei der Artsystematik der *Stylops*-Arten in Betracht gezogen werden, oder mit anderen Worten, die leider bis heute noch bei den meisten *Andrena*-Arten so gut wie vollkommen unbekannten Einzelheiten der Art und Weise der Brutpflege dürften wahrscheinlich auch bei den *Stylops*-Arten die ausschlaggebenden Kriterien der Wirtswahl darstellen, auf jeden Fall aber viel eher als die morphologischen Eigenschaften der *Andrena*-Arten.

Zusammenfassend kann also festgestellt werden, daß nur ein Teil der bisher beschriebenen *Stylops*-Arten als berechtigt aufgefaßt werden darf. Welche diese berechtigten Arten sind, das muß in Zukunft durch variationsstatistische Untersuchungen nachgewiesen werden. Die Artzugehörigkeit der Wirtstiere kann nicht als spezifisches Merkmal der *Stylops*-Arten betrachtet werden, da verschiedene biologische Eigentümlichkeiten der Wirte, vor allem die Entwicklungsstufe ihrer Brutpflege, bei der Wirtswahl viel eher ausschlaggebend sein dürften als ihre morphologischen Eigenheiten.

L I T E R A T U R

- BAUMERT, D. (1958): Mehrjährige Zuchten einheimischer Strepsipteren an Homopteren. 1. Hälfte. Larven und Puppen von *Elenchus tenuicornis* Kirby (Zool. Beitr. N. F. 3, p. 356—421). — BOHART, R. M. (1941): A Revision of the Strepsiptera with the special Reference to the Species of North America (Univ. Calif. Publ. Ent. 7, p. 91—160). — GOETSCH, W. (1953): Vergleichende Biologie der Insekten-Staaten (Probleme der Biologie 4, pp. VIII + 482). — HASSAN, A. I. (1939): The Biology of some British Delphacidae (Homopt.) and their Parasites with special Reference to the Strepsiptera (Part. II. The Strepsipterous [Stylopidae] parasite of the Delphacidae) (Trans. ent. Soc. London 89, p. 345—384). — HOFENEDER, K. (1949—1950): Über einige Strepsipteren (Brotéria 18, p. 109—122, 145—166; 19, p. 80—96). — LINDBERG, H. (1949): On Stylopisation of Araeopids (Acta zool. Fenn. Helsingfors 57, p. 1—36). — MAIDL, F. (1934): Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten (Wien, pp. X+823). — NOSKIEWICZ, J. & POLUSZYŃSKI, G. (1924): Nowe gatunki wachlarzoskrzydłych z rodzaju *Halictoxenos* Pierce. Neue Arten der Strepsipterengattung *Halictoxenos* Pierce (Bull. Ent. Pologne 3, p. 182—188). — SZÉKESSY, V. (1960 a): Strepsipteren-Studien (Acta Zool. Hung. 6, p. 177—190). — SZÉKESSY, V. (1960 b): Strepsipteren und ihre Wirte (Ann. hist.-nat. Mus. Hung. 52, p. 347—361). — ULRICH, W. (1930): Fächerflügler, Strepsiptera Kirby (in: BROHMER: Tierwelt Mitteleuropas 5, Ins. 2. Teil, Abt. XIII, pp. 26). — ULRICH, W. (1933): Über drei *Halictoxenos*-Weibchen aus dem südlichen Norwegen (*Halictoxenos cylindrici* Perk., ns. Strepsipt.) (Norsk. ent. Tidskr. 3, p. 225—237). — ULRICH, W. (1956): Unsere Strepsipterenarbeiten (Zool. Beitr. N. F. 2, p. 177—255).

PROGRESS TOWARDS A CLASSIFICATION OF THE RHYNCHOPHORA, BASED ON LARVAL CHARACTERS

W. H. ANDERSON, Washington

Manuskript nicht eingelangt

A B S T R A C T

The larvae of the various groups of the Rhynchophora are similar in appearance, a similarity that is based on demonstrable morphological likenesses. This fact permits a firm basis for comparative studies, and concentration on those difficulties in detail by which a classification must be built. Means for application of these differences, as well as similarities, to the problem of building a broad classification are now available, following to research by Emden, Gardener,

Keifer, Anderson, and others. The most important anatomical features that are proving useful for group recognition, are found in the type of antenna, mouthparts, number of dorsal subdivisions of abdominal segments, and the arrangements and numbers of setae on various parts of the body. It is to be expected that such diverse aggregations as are found in some of the subfamilies of the Curculionidae are recognizable as circumscribed units with difficulty. On the other hand one of the groups, the Platypodidae, is basically so dissimilar from other Rhynchophora, that it should probably not be included at all.

PILZKÄFER UND KÄFERPILZE

K. HÖFLER, Wien

Die Arbeit wird an anderer Stelle veröffentlicht.

(Siehe: Verhandl. Zool.-Bot. Ges. Wien, Bd. 100, 1960, p. 74—82.)

SEKTION I_c

LEPIDOPTERA

NOTE SUR UN CAS D'ENTITÉS PARAPATRIQUES CHEZ LES PIERIDAE (LEP.)

G. BERNARDI

Le statut taxonomique des entités qu'il faut désigner, si on les considère comme des espèces différentes, sous le nom de *Dixeia doxo* et de *D. charina* pose un problème complexe de spéciation. Il est vraisemblable en effet qu'il s'agit d'espèces parapatriques, c'est à dire d'après le sens de ce mot créé récemment par Edwards (1954) d'espèces à aires de répartition « en contact » mais « sans recouvrement ».

J'ai déjà étudié ces *Pieridae* (Bernardi, 1954, 1958) mais je me propose ici de compléter mes recherches d'après l'examen des importants matériaux du British Museum (N. H.), y compris ceux de Tring, qu'il m'a été possible d'examiner au cours d'un récent séjour à Londres, grâce à l'amabilité coutumière de Mr. T. G. Howarth, que je suis heureux de remercier ici.

I. Données historiques

Dixey (1918) a le premier montré l'existence de deux types d'armures génitales ♂ chez les *Dixeia* du groupe de *doxo* d'après l'étude de quatre sous-espèces: *venata*, *liliana*, *charina* et *parva* (qu'il désigne sous le nom erroné de *simana*). Van Son (1949) a confirmé les conclusions de Dixey pour les deux dernières formes citées. J'ai ensuite fait connaître (Bernardi, 1954, 1958) les armures génitales ♂ de cinq autres sous-espèces: *doxo*, *costata*, *septentrionalis*, *pulverulenta* et *narena*. A la suite de mon séjour à Londres je viens d'examiner les armures (inconnues jusqu'ici) *d'alberta*, *simana* et *dagera*. Les genitalia ♂ de toutes les sous-espèces décrites à ce jour sont désormais connus.

II. Caractères distinctifs

Les différentes formes citées ci-dessus se divisent clairement en deux groupes d'après des caractères constants des valves et du pénis:

D. doxo-♂ à valve courte, guère plus longue que large et avec le bord costal fortement courbé; pénis court mais avec une protubérance basale très allongée.

D. charina-♂ à valve allongée, nettement plus longue que large et avec le bord costal plus régulièrement courbé; pénis long mais avec une protubérance basale réduite.

On notera qu'il n'existe par contre aucun caractère des dessins ou de la coloration propre à chaque groupe; cela provient de l'importance de la variation de ces caractères au sein de chaque groupe.



Cercles blancs: Armure génitale et répartition de *Dixeia doxo* God.

Cercles noirs: Armure génitale et répartition de *Dixeia charina* Boisd.

III. Répartition

L'aspect le plus remarquable de la répartition des *Dixeia* étudiés ici est que l'aire de l'espèce orientale *D. charina* est désormais discontinue par suite de « l'inclusion » dans cette aire de celle de l'espèce occidentale *D. doxo*. Cette dernière atteint en effet l'Océan Indien au Mozambique, face à Madagascar, où se trouve pourtant, encore, le *D. charina* (cf. carte):

a) *Dixeia doxo* Godart

D. doxo doxo Godart: Mali (Sénégal, Soudan), Rép. voltaïque, Nigéria.

D. doxo venata Butler: sud de la Rép. soudanaise, sud-ouest de l'Ethiopie.

D. doxo costata Talbot: Ouganda sauf sud-ouest, extrême ouest du Kenya, nord-ouest du Tanganyika.

D. doxo alberta Grunberg: extrême sud-ouest de l'Ouganda, Kivu.

D. doxo parva Talbot: sud-ouest du Tanganyika, Rhodésie, Nyasaland, sud du Mozambique y compris la région cotière, Mashonaland.

b) *Dixeia charina* Boisduval

D. charina septentrionalis Bernardi: nord-ouest et centre de l'Ethiopie.

D. charina pulverulenta Dixey: nord du Kenya (Mt Kulal).

D. charina liliana Grose-Smith (dont *D. ch. dagera* Suffert est très proche): centre et est du Kenya et du Tanganyika.

D. charina simana Peters: nord-ouest du Mozambique.

D. charina charina Boisduval: Transvaal, Natal, Cap.

D. charina narena Grose-Smith: moitié sud de Madagascar.

En outre une sous-espèce proche de *liliana* se trouve dans le sud de l'Ethiopie et une sous-espèce proche de *charina* se trouve dans le nord-est de la Rhodésie.

IV. Cohabitation

J'avais indiqué (Bernardi, 1954) d'après les localités citées par Talbot (1932) que *D. doxo costata* et *D. charina liliana* cohabitaient plus ou moins au Kenya. L'étude des matériaux du British Museum a montré que cette indication est erronée. En effet 1

paratypes ♀ de *D. d. costata* cités par Talbot de « Nairobi to Fort Hall Road, Neave », sont en réalité des petites ♀ de la saison sèche de *D. ch. liliana*. Le *D. doxo costata* ne cohabite donc pas avec le *D. ch. liliana* f. *immaculata* Talb. cité à juste titre par Talbot de « Thiba River, between Embu and Fort Hall, K. St. A. Rogers ». Par contre on trouve à Tring des ♂ de *D. doxo parva* et une ♀ de *D. charina* (ssp. proche de *charina* s. str.) étiquetés: « N.-E. Rhodesia, Loangwa Val., 12—20 miles W. Petauk, 1700 f., Neave ».

L'importance des caractères distinctifs des armures de *D. doxo* et *D. charina* ne me paraît pas une preuve de la distinction spécifique de ces entités (cf. p. e. Brown et Wilson, 1958 sur le peu d'objectivité des données morphologiques comme critère spécifique). Par contre la cohabitation de ces *Dixeia* nous oblige à admettre, à mon avis, qu'il s'agit d'espèces distinctes, encore que cette cohabitation basée sur des étiquettes de collection, mériterait d'être confirmée par l'observation directe sur le terrain.

Dans ce cas ces *Dixeia* sont un exemple de ce que Mayr (1950) appelle des « paires d'espèces allopatriques pseudo-conspécifiques ». On peut en citer d'autres exemples parmi les lépidoptères: j'ai dernièrement montré (Bernardi, 1961, sous presse) que *Aporia hippia* Brem. (Japon à Kansou) et "*A. bieti* Obth. (Kansou au Setchouan) ne sont pas conspécifiques mais cohabitent seulement dans une localité du Kansou; les recherches de de Lesse, Lorković et Warren (cf. p. e. Lorković, 1957) ont montré l'existence d'un phénomène semblable entre *Erebia tyndarus* Esp. et *E. cassioides* Hohenw.

On peut tenter d'expliquer l'extrême faiblesse de l'aire commune de répartition de telles espèces par deux phénomènes déjà signalés dans d'autres disciplines que la lépidoptérologie:

1. l'incompatibilité écologique (cf. p. e. Mayr, 1948, 1950) qui empêche le recouvrement des aires de répartition parce que deux espèces ont la même valence écologique et sont en compétition, l'une des espèces tendant alors à refouler l'autre espèce. L'exemple classique de ce phénomène est l'élimination du *Rattus rattus* L. (Rat noir) par le *Rattus norvegicus* Berk. (Rat brun); (cf. p. e. Clements and Shelford, 1939).

2. l'existence d'« aires léthales » à la frontière de l'aire de répartition de deux espèces qui empêchent le recouvrement de ces aires par suite d'une anomalie des processus d'isolement entre ces deux espèces (absence d'isolement éthologique mais apparition d'un isolement génétique provoquant dans la nature des croisements stériles). Ce phénomène a été observé par Vanderplank (1949) entre *Glossina swynnertoni* Austen et *G. morsitans* Westwood.

Il me semble que l'examen de la carte de répartition des *Dixeia* suggère que cette répartition est provoquée par le premier phénomène cité ci-dessus: l'« écartèlement » de l'aire de *D. charina* par celle de *D. doxo* et son élimination vraisemblable du Mozambique, après son passage à Madagascar semble en effet indiquer que *D. doxo* tend à refouler *D. charina*.

AUTEURS CITÉS

- BERNARDI (G.) — 1954, Rev. franç. Ent., 21, pp. 122—124, 8 fig. — 1958, Bull. Soc. ent. Mulhouse, pp. 77—79. — 1961, Bull. Soc. ent. Franç. (sous presse). — BROWN (W. L.) et WILSON (E. O.). — 1958, Tenth Int. Congr. Ent., I, pp. 125—128. — CLEMENTS (F. E.) et SHELFORD (V. E.). — 1946, Bio-Ecology 2^e ed., pp. I—VI, 1—425, 85 fig. — DIXEY (F. A.). — 1918, Trans. R. ent. Soc. Lond., pp. 191—208, 20 fig. — EDWARDS (J. G.). — 1954, Syst. Zool., 3, pp. 1—20. — LORKOVIĆ (Z.). — 1957, Biološki Glasnik, 10, pp. 61—104, pl. 1—6, 7 fig. — MAYR (E.). — 1948, Advances in Genetics, 2, pp. 205—237. — 1950, Proc. Xth Inter. Ornithol. Congress, Uppsala, pp. 91—131. — SON (G. van). — 1949, The Butterflies of Southern Africa, I, Pretoria, 237 p., 41 pl., 135 fig. — TALBOT (G.). — 1943, Proc. R. ent. Soc. Lond., 12, pp. 102—112. — VANDERPLANK (F. L.). — 1949, Proc. R. ent. Soc. Lond., 18, pp. 56—64, 1—3.

TAXONOMY OF THE HIGHER GROUPS OF THE TORTRICOIDEA

A. DIAKONOFF

There is a sound tendency in modern taxonomy to check on the actual status of higher groups and to try and equalize all through a given order of insects the categories to which these groups may belong.

Parallel with the increase of our specialization we have to abstain from using simplified systems. In our endeavour to clarify interrelations between groups of species we are induced to use more taxa than before, as, e. g., subgenus, subtribe, etc. Starting from the taxon "species" and going upward it is easier to ascertain the actual status of supraspecific taxa. The importance of this knowledge increases with the amount of subdivisions used.

Restricting myself to the group *Tortricoidea* I wish to present a summary of the modern opinions and of my own views as to the subdivision of this superfamily. Recently it has been receiving considerable attention of taxonomists. I only need to record the names of Meyrick, Heinrich, Obraztsov, Clarke, the late Lambert, Freeman, myself, and several more. Under influence of a continuous stream of new information views change quickly and we live to witness a dynamic development of the taxonomy of this group.

We may start reviewing its history with the work of Meyrick, whose authority, firm as a rock, ruled the taxonomy of the *Microlepidoptera* for longer than a lifetime. Towards the end of the last century he divided the *Tortricoidea* in four families, *Phaloniidae*, *Tortricidae*, *Eucosmidae*, and *Carposinidae*, basing entirely on superficial characters and chiefly on wing venation. The family *Chlidanotidae* was added later. A different system was proposed by Pierce and Metcalfe (1922) who divided the British *Tortricoidea* in nine groups, using exclusively genital characters. Heinrich (1923—1926) acquired good results with using both external characters and genitalia for the subdivision of North American *Olethreutidae* in three subfamilies, *Olethreutinae*, *Eucosminae*, and *Laspeyresiinae*. Diakonoff (1939) tried the same compromise for the South Asiatic genera. He accepted Meyrick's families and divided the *Tortricidae* in five subfamilies, *Ceracidii*, *Chresmarchidii*, *Cacoecidii*, *Cnephasidii* and *Peroneidii* (later they were called *Ceracidae*, *Zacoriscinae*, *Cacoeciinae*, *Cnephasiinae* and *Peroneinae*, respectively), and added two more families, *Melanalophidae* and *Schoenotenidae* later. A further step towards more modern views was taken by Obraztsov (1949) who adapted older systems to new requirements. Maintaining *Phaloniidae* as a separate family, he proposed a subdivision of *Tortricidae* in the subfamilies *Tortricinae*, *Sparganothinae*, *Olethreutinae* and proposed tribes for further subdivision of the *Tortricinae* thus: *Ceraciini*, *Zacoriscini*, *Archipsini*, *Cnephasiini* and *Tortricini*. Clarke (1953, 1958) in his monumental revision of Meyrick's types accepted Meyrick's families. Finally a division of the Australian *Tortricidae* has been proposed by Common (1956). He accepts in general Pierce's, Diakonoff's, and Obraztsov's subdivisions and uses subfamilies *Cnephasiinae*, *Tortricinae*, and *Schoenoteninae* and proposes a new subfamily, *Epitymbiinae*.

When trying to re-consider the subdivision of the *Tortricoidea* I wish to begin with the family

Carposinidae

which for a long time has been tossed to and fro between the *Tortricoidea* and the *Gelechioidea*. It represents a very old group and its similarity with the two above mentioned superfamilies must be purely superficial. Such great differences as a decaden and constant neuration of the hind wing, without vein 6, the most peculiar genitalia in the two sexes, with a unique aedeagus and often a well-developed tineoid saccus (which

is an archaic character), and the presence of only two setae on the praestigmal prothoracic shield of the larva show that the group basically differs from both the leaf-rollers and the *Gelechioidea*. I propose a new superfamily, *Carposinoidea*, for this family.

Phaloniidae

In view of considerable differences of the genitalia in the two sexes, supported by peculiarities of neurulation (vein 2 in the fore wing from towards angle of cell), facies and life habits, for the time being I follow Obraztsov in agreeing with Meyrick, that this group is a separate family of somewhat uncertain affinity to other, although undoubtedly tortricoid. The chaetotaxy of the larva (Swatschek 1958) does not support this, being tortricid in character. But then, chaetotaxy in the *Tortricoidea* is of rather limited value for discrimination of higher taxa, as that author amply proves himself. He proposes a key to the tribes of the *Tortricidae*, but actually fails to separate these taxa with the chaetotaxy alone (p. 29—31).

Tortricidae

This large family may be divided in three subfamilies, *Tortricinae*, *Olethreutinae*, and *Chlidanotinae*. I have sunk *Melanalophidae* as a synonym of *Laspeyresiini* (1959) and have assigned *Schoenotenidae* as a tribe to the subfamily *Chlidanotinae*. Considerable controversy has arisen concerning the interrelation of two large groups, the *Tortricinae* and the *Olethreutinae*. Some authors still maintain Meyrick's view that they are separate families. But the relationship of the two is very close, in spite of the fact that each in most cases is easily recognizable and separable from the other, as Clarke (1953) stipulates. However, this fact in itself does not prove the family status of the *Olethreutinae*.

Tortricinae

I divide the subfamily in six tribes: *Ceracini*, *Archipini*, *Sparganothidini*, *Cnephasiini*, *Epitymbiini*, and *Tortricini*. Except the third and the fifth, they were already proposed by Obraztsov. Now I am adopting Common's *Epitymbiinae* as a tribe, for a group of Indo-Australian species hitherto mostly assigned to the *Cnephasiini*, which basically are Palaeartic group.

Ceracini

This Central Asiatic group of brightly coloured, exceptionally large species has been separated first as a subfamily (Cotes 1889), then as a family (Meyrick 1908), and finally as a tribe (Obraztsov 1949). I regarded them as a family but recently was so fortunate as to acquire material of larvae and pupae (unknown so far), of *Eurydoxa advena* Fil. from Japan. In spite of the lesser value of the chaetotaxy for the higher taxa the study of this material was instructive. The larva of *E. advena* is Tortricoid in character and shows an affinity, as well to the *Archipini* (SV group of the VII abdominal segment triple, median segment of the maxillary palpus elongate) as to the *Cnephasiini* (setae S D1 and D2 on each the second and third thoracic segments arranged vertically). At the other side the larva shows considerable differences from the common *Tortricinae*, in having the usual two SV setae on the prothorax, but none on the meso and two on the metathorax while these numbers in the *Tortricinae* are 2, 1, and 1, respectively); further differences are, separate setae L1 and L2 and also the pair of setae D2, on the 9th segment. So further study may prove that *Ceracini* deserve a higher rank after all.

Archipini

The formerly separated groups *Zacoriscinae* and *Atteriinae* are rejected as synonyms of this tribe.

Sparganothidini status nov.

This group, regarded by Obraztsov as a subfamily, is numerous in the Nearctic and partly in the Neotropic regions, but poor in the Palaearctic and rare in the Indo-Australian region. Only one species (*Lambertodes harmonia* [Meyr.]) is known so far from India, another (*Cryptoptila iubata* [Diak.]) from New Guinea, and a third (*C. australana* [Lew]), from Australia. Recently I found that *Ctenopseustis lurida* Meyr. from New Zealand and "*Epagoge*" *vinolenta* Wals., from Mexico, also belong here.

Sparganothidini are characterised by the presence of a cubital pecten in the hind wing, by a paired gnathos, and by pedunculate cornuti; the ocelli may be reduced or absent; the uncus is hooked, long, and slender, the socii erect and large. Recent study revealed to me that there exists, especially in the Neotropic region, a large group of species which also belong to the *Sparganothidini*, but do not possess either a cubital pecten or a paired gnathos; this is why they originally were assigned to veritable *Tortricinae*. I propose to separate them as

Anacrusina subtribus novum

with as type *Anacrusis* Zeller 1877 (Brazil). They may be characterised as follows. Antennae in male mostly serrate and fasciculate-ciliated. Palpi usually long, median segment strongly elongate, but little dilated, terminal segment short. Ocelli usually absent, seldom reduced to round spots of pigment. Fore wing with veins 7 and 8 separate or stalked. Usually radial sector and median branch in cell well-developed. Hind wing without a cubital pecten, with veins diversely arranged, 3 and 4 connate or stalked, 6 and 7 approximated towards base, seldom short-stalked. Male genitalia with the characteristic sparganothidine valva: elongate, directed upwards, with costa and sacculus thickened, but cucullus undeveloped; uncus and socii as in *Sparganothidini*, but gnathos slender, hooked and single. Transtilla dentate in middle. Aedoeagus with pedunculate cornuti. Female genitalia usually with a thorn-like signum, dentate at base.

The existence of this group erases the main differences between the *Sparganothidini* and the *Tortricinae* and brings them closer together. Therefore I propose to assign to the *Sparganothidini* the rank of a tribe and to separate them in two subtribes, *Sparganothidina* and *Anacrusina*.

Olethreutinae

Heinrich's subdivision in three groups, now generally treated as tribes, proves to be sound. It will apply to the world fauna.

Chlidanotinae

Recently (Diakonoff 1960) I proposed subfamily rank for this small group of Indo-Australian and Madagascan species and subdivided it in two tribes. *Chlidanotini* comprises larger species with complicated but decadent neurulation and simple male genitalia, while the signum is stellate or brush-like. *Schoenotenini*, a very natural group, mostly without ocelli, have constant neurulation and highly specialized male genitalia. The signum is usually stellate, pronglike or absent. The two tribes usually possess hami, additional pair of appendages between the socii and the gnathos, absent by all other *Tortricoidea*.

REFERENCES

- CLARKE 1953, Cat. Meyrick's Types 1: 25—27. — 1958, id. 2. — COMMON 1956, Proc. 10 Int. Ent. Congr. 1: 289—295. — COTES 1889, in Swinhoe, Cat. Moths India: 669. — DIAKONOFF 1939, Zool. Meded. 21: 111. — 1959, Zool. Verh. no. 43: 57. — 1960, Verh. Ned. Ak. Wet., Nat. [2] 53, no. 1: 192. — HEINRICH 1923, U. S. Nat. Mus. Bull. 123. — 1926, id., 132. — MEYRICK 1908, Rec. Ind. Mus. 2: 395. — OBRAZTSOV 1949, Entomon 1: 200—204. — PIERCE & METCALFE 1922, Genit. Brit. Tortricidae. — SWATSCHEK 1958, Larvensystematik der Wickler.

THE PROBLEM OF THE CONTROL IN RESEARCH IN HIGHER SYSTEMATICS

PAUL R. EHRLICH

Natural History Museum, Stanford University, Stanford, California, USA

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

The problem of a satisfactory control is usually easily solved in the problems investigated by the "experimental" method. In systematic studies the problem has been largely ignored, or, at least, unstated. In this paper methods of utilizing controls in studies of higher systematics are discussed. These methods include: 1) independent studies of the same material by different investigators, 2) selection of numerous characters from each of several different "systems" (e. g., internal anatomy, external anatomy, behavior, distribution) in the organism studied, 3) independent studies of different stages of the life cycle, and 4) quantitative studies of material previously analysed by conventional systematic methods. Examples are given from recent studies of the butterflies and skippers.

DIE GEOMETRIDEN-GATTUNG ORTHOLITHA HBN. ALS BEISPIEL EINER EVOLUTIONS-THEORIE

FRITZ HEYDEMANN, Plön/Holstein

(Mit 4 Genitalzeichnungen)

Die zu den *Larentiinae* gehörige Gattung *Ortholitha* Hbn. umfaßt nach dem Stand im Reitz, Bd. IV., Suppl., heute etwa 45 Arten. Sie verteilen sich auf 3—4 Häufigkeits- oder Genzentren, von denen das des Mediterran-Gebietes 21 Arten umfaßt. Nur wenige gehören dem Kaukasus-Gebiet, weitere den zentralasiatischen Refugien an. Bis auf wenige seltene Arten (6) wurden alle dem mediterranen und vorderasiatischen Verbreitungszentrum angehörigen Arten untersucht.

Hervorstechende Gattungsmerkmale sind im ♂-Genital das Vorhandensein von zwei fleischigen Anhängen am Pleuron des 7. Segments, ähnlich einem 2. Valvenpaar, ausstülpbare Duftsaarsäcke, Corematae oder Rami genannt. Sie finden sich auch ebenso im Genus *Anthorhoe* Hbn. Die Valven zeigen entweder den dorsalen (nur bei den aus den asiatischen Zentren stammenden Arten) — oder den ventralen oder beide Kostalränder stärker chitiniert und über das zarte Valvenhäutchen hinaus verlängert. Die einfache Aedeagus besitzt bei den Arten verschiedene, charakteristische Signa. Alle Arten sind *Apilionaceen*fresser und deshalb, mit einer Ausnahme, Bewohner steppenartiger, offener, trockenwarmer Abhänge und Heiden.

Aus der westlichen Gruppe sind nun 8 Arten bemerkenswert, die deutlich 4 Artenpaare mit paarweise größter Ähnlichkeit bilden und infolgedessen erst im Laufe der letzten 20—50 Jahre als gute Arten erkannt wurden.

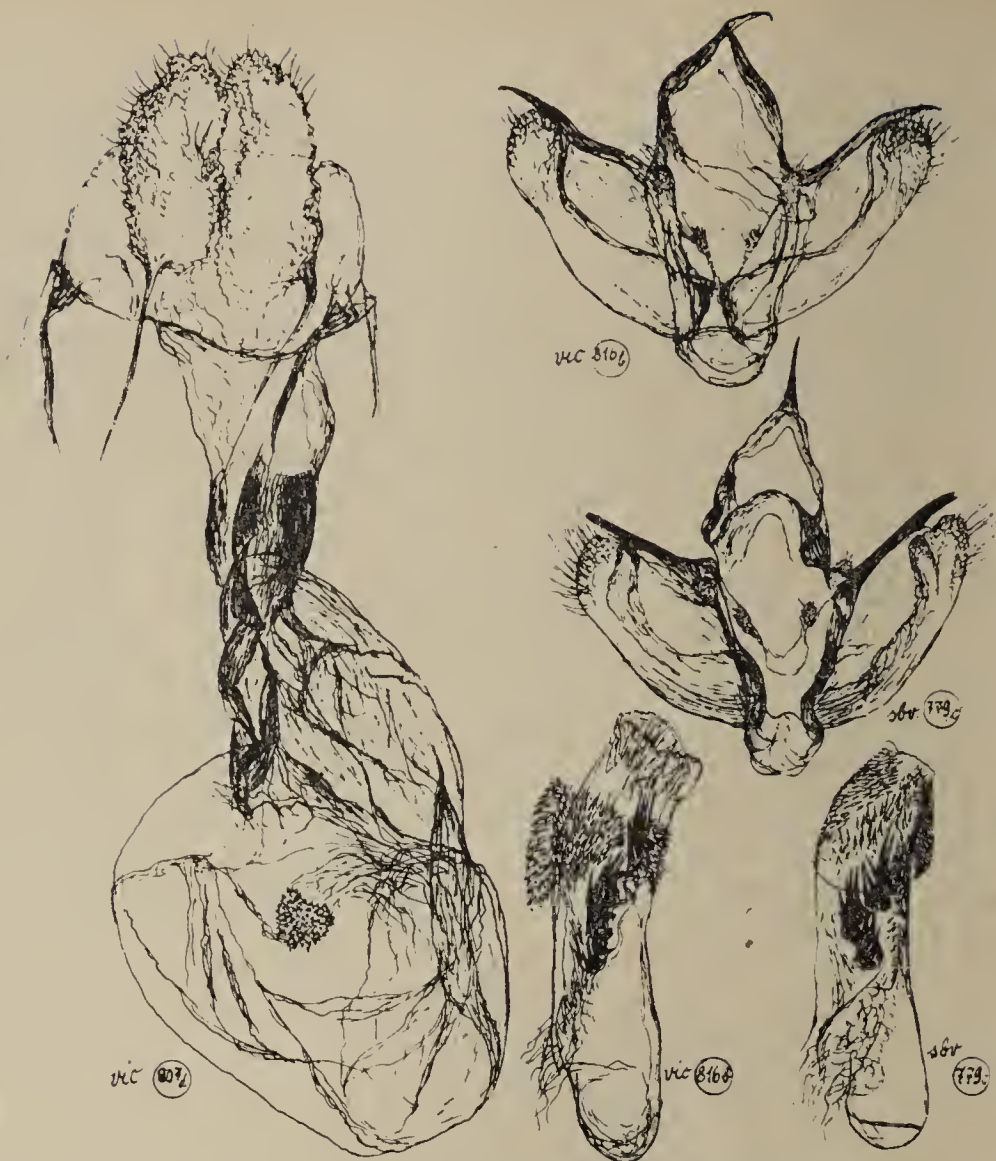


Fig. 1. Genital-App. von *O. vicina* Dup. und *O. subvicina* Stgr.

Es handelt sich hier um folgende Arten:

Orth. vicina Dup. (1836) und *subvicina* Stgr. (1890),
Orth. moeniata Scop. (1763) und *diniensis* Neubg. (1905),
Orth. bipunctaria Schiff. (1776) und *octodurensis* Favre (1903),
Orth. mucronata Scop. (1763) und *plumbaria* F. (1775).

Diese 4 Artenpaare werden als „Dualspecies“ nach Pryer 1886 als der ältesten Bezeichnung solcher „Doppelarten“ aufgefaßt, die inzwischen auch in vielen anderen Ordnungen und Tiergruppen gefunden wurden und so verschiedene Bezeichnungen erhielten, wie „Komplementärarten“ nach Potts (1908), „Espèces jumelles“ nach Cuénot (1936), „Sibling Species“ nach Mayr (1942), „Gemino-Species“ nach Meise (1949) und „Schizo-Species“ nach Schilder (1952).

Die von mir 1954 gegebene erweiterte Definition des Begriffs „Dualspecies“ nach Pryer sei hier noch einmal wiederholt: „Dualspecies sind einander sowohl morphologisch wie in ihrem anatomischen Bau, besonders der Genitalorgane, so ähnliche Artenpaare, daß ihre konstanten, strukturellen Unterscheidungsmerkmale voneinander viel geringer sind als zwischen den anderen (normalen) Arten ihrer Gattung. Diese nahe Stellung rechtfertigt die Annahme, daß sie entweder von einem gemeinsamen Vorfahren oder eine von den anderen abstammen. Der vermutlich erst neuerlich vollzogene Abspaltungsprozeß kann sowohl durch geographische, ökologische, zeitliche oder physiologische Isolierung herbeigeführt sein. Ihre jetzigen Verbreitungsareale können sich entweder überschneiden oder ergänzen.“

Wie schon in früheren Arbeiten 1954 und 1956 betont, soll mit einem solchen Terminus keine neue systematische Kategorie geschaffen werden, sondern er umschließt nach meiner



Fig. 2. Genital-App. von *O. moeniata* Scop. und *O. diniensis* Neubg.

Definition zwecks Forschung nach den Wegen der Neubildung von Arten lediglich eine Abstammungsgemeinschaft ersten Grades im Sinne von Mutter- und Tochterart bzw. Geschwisterarten.

Diese „Doppelarten“ geben uns die Möglichkeit, mit Hilfe einer Arbeitshypothese zu versuchen, bei einem gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit Ursachen und Wege des Evolutionsgeschehens, d. h. der Artenneubildung innerhalb einer Gattung kennen zu lernen. Daß dies nur durch Artabsplattungen vor sich gehen kann, ist wohl selbstverständlich.

Das Genus *Ortholitha* HBN. scheint mir mit den nachgewiesenen 4 Artenpaaren recht geeignet, diese Zusammenhänge aufzuzeigen. Es sollen im folgenden zunächst die die Arten differenzierenden Merkmale dargelegt werden. Dabei lege ich besonderen Wert auf die Tatsache, daß gemäß meiner Definition der gut erkennbare Abstand der strukturellen Merkmale in den Genitalapparaten von Paar zu Paar erheblich größer ist als der bei den äußerst ähnlichen Merkmalen der beiden „Dualspecies“ eines Paares untereinander.

Das Paar *vicinaria* Dup. und *subvicinaria* Stgr. wird an den Anfang gestellt, weil sich die Merkmale ihrer Genitalorgane als im gewissen Maße primitiv im Rahmen der Gattung erweisen, und das einfache Signum der ♀ Bursa, in anderen Gattungen der *Larentiinae* öfter wiederkehrend, gewisse Beziehungen dahin andeutet. Äußerliche Unterschiede zwischen beiden Arten mit der typischen *Larentien*-Flügelzeichnung sind kaum bemerkbar. Etwas mehr gezähnte und gewinkelte Ante- und Postmedianen im Vorderflügel, spitzerer Winkel der Postmedianen der Hinterflügel werden bei *subvicinaria* gegenüber *vicinaria* hervorgehoben. Die Genitalapparate (Abb. Präp. 779 c und 816 b) sind die klein-

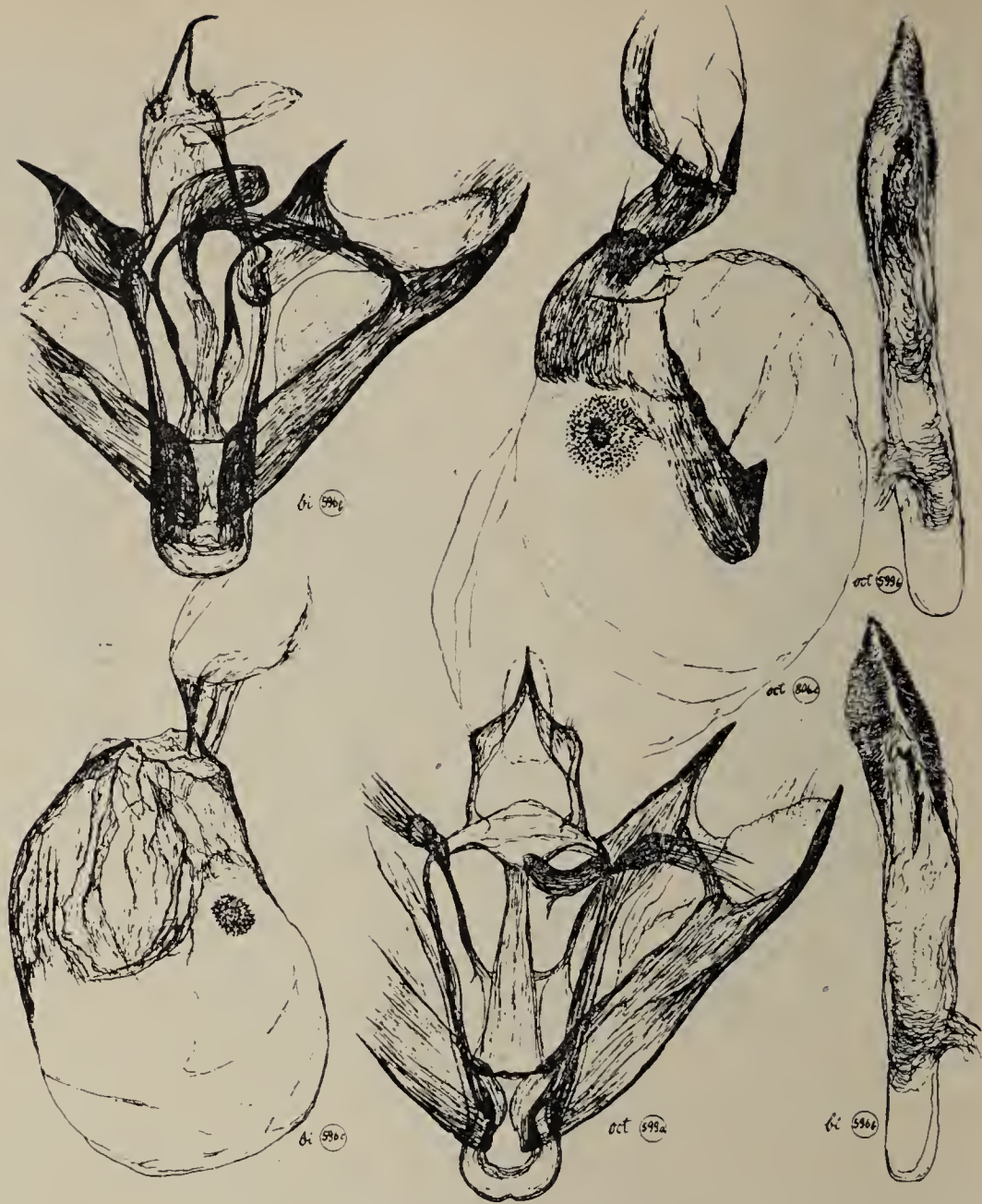


Fig. 3. Genital-App. von *O. bipunctaria* Schiff. und *O. octodurensis* Favre.

sten der 4 Artenpaare. Bei den ♂♂ ist der dorsale Costalrand der Valven stärker ausgebildet (anscheinend ein Merkmal von Arten der Vorder- und zentralasiatischen Verbreitungszentren), bei *vicinaria* ist er spitz, bei *subvicinaria* stumpf und der Uncus etwas länger. Die Cornuti im Adöagus bei *vicinaria* im oralen Teil zahlreicher und spitzer, bei *subvicinaria* zum Grunde hin stärker mit breiterer Basis. Die ♀ Bursa kann leider nur von *vicinaria* dargestellt werden, da die erhaltenen Falter von *subvicinaria* alles ♂♂ waren. Präparat 807 d zeigt sie einfach mit einem kleinen, rosettenförmigen Signum und stärker chitinisiertem Ductus.

Verbreitung: *O. subvicinaria* Stgr. wurde aus dem Kaukasus beschrieben. Meine Exemplare sind aus Ost-Armenien. *O. libanaria* Prt. vom Libanon wird, m. E. etwas fraglich, als sbsp. dazugestellt. *O. vicina* Dup. hat dagegen ihr Verbreitungsareal in mehreren Lokalrassen von Vorderasien, Nordpersien, Taurus, Syrien westwärts über den Balkan, Südtirol, die Südschweiz (Wallis) bis Südost-Frankreich ausgedehnt, ohne nach Norden die Klimagrenze des Mediterrangebietes zu überschreiten. Es liegt hier also eine isoklimatische Wanderung (n. Reinig) vor. Eine größere ökologische Potenz und Anpassungsfähigkeit wurde nicht entwickelt. Die Entstehung und Fixierung der wohl jüngerer *vicinaria* Dup. ist durch gewöhnliche geographische Isolierung anzunehmen.

Es folgen nun 3 atlanto-mediterrane Artenpaare.

Das 2. Paar *moeniata* Scop. und *diniensis* Neubg. wurde schon 1910 von Püngeler als artlich verschieden angesehen. Jedoch ist der exakte anatomische Nachweis erst 1941 durch Bourgogne (Bull. Soc. Ent. de France XLVI, p. 86/91) erfolgt. Beide Arten haben äußerlich durch Form und tiefdunkle Farbe des Mittelbands keine große Ähnlichkeit mit



Fig. 4. Genital-App. von *O. mucronata* Scop. und *O. plumbaria* F.

anderen Arten. Die meist größere *diniensis* ist heller, mehr gelblich, das Mittelband heller bräunlich, Außenfeld kaum gezeichnet.

Im Genitalapparat sind die Unterschiede deutlicher (Präp. *din.* 787 b, c und *moen.* 736 c, d). Bei beiden Arten größer als bei den anderen Paaren. Die ♂♂ Valven zeigen den ventralen Costalrand stärker entwickelt. Der dorsale verläuft bei *diniensis* in Form von zwei näher zusammenstehenden, höheren Höckern, bei *moeniata* viel flacher. Die Cornuti des Dornenbands im Adöagus sind bei *diniensis* erheblich länger. In der Bursa liegt, abgesehen von der erheblicheren Größe bei *diniensis*, der ins Auge fallende Unterschied in den hier neu auftretenden, einem Kuhhorn ähnlichen Auswuchs der stark chitinierten Falten, der beim *moeniata* ♀ größer ist als bei der anderen Art.

Überraschenderweise haben sich die sonst gar nicht mit dem Artenpaar zu verwechselnden rein spanischen Arten *O. coelinaria* Grasl. und *alfacaria* Stgr. nach ihren Genitalapparaten als nähere Verwandte erwiesen. Diese große, strukturelle Ähnlichkeit läßt vermuten, daß wir es hier wohl mit früheren Abspaltungen von einem gleichen Vorfahren wie dem der beiden „Dualspecies“ zu tun haben könnten und so mit einer kurzen phylogenetischen Kette.

Die Verbreitung des Artenpaares geht weit auseinander. Die als phylogenetisch ältere Art anzusehende *diniensis* Dup. blieb auf Spanien, Südfrankreich, Südschweiz bis Südtirol beschränkt, also innerhalb des mediterranen Klimagebiets, *moeniata* Scop. dagegen konnte bei Entwicklung einer höheren ökologischen Potenz und Vitalität auch nördlich jener Ausgangszone postglacial ostwärts bis Transkaukasien, nach Norden in Skandinavien bis zur Ostseeküste, Dänemark wie Nordpolen vordringen, fehlt aber in Finnland, Skandinavien und England. Ich halte sie deshalb für die jüngere Tochterart. Ihre Ausbreitung ist wohl durch geographische Isolierung erfolgt.

Als 3. Artenpaar führe ich *O. bipunctaria* Schiff. und *octodurensis* Favre an. Sie wurden von Püngeler 1910 als verschiedene Arten erkannt. Äußerlich von größter Ähnlichkeit in Flügelzeichnung und Färbung. Größere Variabilität der Grundfärbung von weißgrau bis schwarzbraun bei *bipunctaria* bekannt. Beide bilden Formen mit schwärzlichem Mittelband.

Die Genitalapparatur ebenfalls sehr ähnlich (Präp. bi 596 b, c und oct. 599 a, b, 806 c). Bei den ♂♂ Valven sind beide Costalränder zangenartig ausgebildet, bei *octodurensis* näher zusammenstehend. Bei dieser die Anellus-Lappen nicht so langarmig und der Canalicus weniger stark entwickelt. Cornutus bei *bipunctaria* ein kurzes Band mit nur noch 4 sehr kurzen, dicken Dornen, bei *octodurensis* länger, oral gebogen, mit etwa 14 kleineren Zähnen. Die ♀ Bursa: Ductus und obere seitliche Hälfte stark chitiniert, bei *octodurensis* mit kräftigem „Horn“ an der Außenfalte und sehr großem Rosetten-Signum, bei *bipunctaria* Hornbildung nur sehr klein, kegelförmig angedeutet, mit kleinerem Signum daneben.

Verbreitung: *octodurensis*, von mir als phylogenetisch älter angesehen, überschreitet nordwärts ebenfalls nirgends die Klimagrenze des Mediterraneums, von Spanien bis zum Wallis. Futterpflanze nach Wulschlegel *Ononis natrix*. *bipunctaria*, sicher die jüngere Art, bei größerer ökologischer Potenz auf warmen Kalkböden an *Hippocrepis*, *Teucrium*, *Lotus*, *Vicia*, lebend, postglacial bis Mitteleuropa und England vorgezogen. Die Artentrennung und Fixierung kann durch Futterpflanzenwechsel (ökologische Isolation) unterstützt worden sein.

Als 4., letztes, aber interessantestes und jüngstes Doppelartenpaar des Genus sei *O. mucronata* Scop. und *plumbaria* F. genannt, die noch ganz den Eindruck ökologischer Zeitrassen machen und erst 1939 durch Cockayne u. Tams artlich geschieden wurden. Durch eintönig graue Grundfarbe mit ganz abweichender, gradliniger Vdfl.-Zeichnung steht das Paar stark isoliert in der Gattung. Die größere, süd- und mitteleuropäische Rasse beider äußerst ähnlich, weiß- bis taubengrau, bei *mucronata* mit verlöschender Basallinie, bis jetzt viel verwechselt. Jedoch Flugzeit bei gleichen Flugplätzen und Futterpflanzen (*Scoparium*, *Genista*, *Cytisus*) überall gegeneinander um 3—4 Wochen verschieden; *plumbaria* zeigt sie in spätere, wärmere Sommermonate verschoben, gegenüber der früher fliegenden *mucronata*. Dazwischen liegt ein Vakuum, wo alljährlich keine beider Arten am gleichen Flugplatz vorhanden. Ursache und physiologische Fixierung der Artentrennung wird hier durch zeitliche Isolierung sehr wahrscheinlich gemacht. Das Verbreitungsgebiet beider sympatrischen Arten deckt sich vollkommen in Europa, nur ist *plumbaria* an ihrer Ostgrenze etwas weiter vorgerückt bis Südural und Kleinasien.

Genitalapparate der ♂♂ (Präparate 435 b, 446 a, pl. 437 a, 443 a) kleiner als bei vorigen, ebenfalls beide Costalarme der Valven entwickelt. Sehr ähnlich. Hauptunterschiede in den Cornuti des Adöagus, wo das Dornenband weiter zu einer „Kammplatte“ reduziert ist, mit weniger aber stärkeren Randzacken bei *mucronata* gegenüber *plumbaria*. (Vergrößerte Abb. pl. 433 a und 434 c.) Auch die ♀ Bursabildung isoliert in Genus, da einmalig das Rosettensignum fehlt und in an den Falten bei den Arten unterschiedlich verteilte Einzeldornen aufgelöst erscheint, die bei *plumbaria* ♀ stärker sind ebenso das „Horn“ am unteren Faltenrand. Diese Auflösung wird als jüngstentwickeltes Merkmal gewertet, desgleichen die Reduktion des Dornenbands zum Zahnkamm beim ♂.

Hervorzuheben ist eine absolut ökologisch-klimatisch bestimmte Formenbildung, im südöstlichen Kontinental-Klimagebiet fast konstant einfarbig, im nordwestatlantischen Klimagebiet (England, Holland, Schleswig-Holstein, Dänemark) beide in äußerst variabler nigristischen Parallelförmigkeit bis zum gänzlichen Melanismus auftretend. Da diese, durch bessere Anpassung an feucht-kühles Klima bedingt, infolge höherer Überlebensrate der Raupen verschwärzter Formen (nach Kühn-Engelhard) in diesen Gebieten rassenbilden

sind, kann gefolgert werden, daß die phylogenetisch jüngere Art sich erst von der Mutterart abspaltete, als diese bereits die genetischen Anlagen zu solchen Formen selbst entwickelt hatte, so daß erstere alle Anlagen übernahm. Die Spaltung kann also zeitlich erst etwa am Ende des letzten Glazials angenommen werden, ursächlich unterstützt durch die zur zeitlichen Isolierung führende Flugzeitverschiebung. Als Tochterart sehe ich *plumbaria* F. an.

Zusammenfassung

Die aus der vorderasiatischen und mediterranen Gruppe der Gattung *Ortholita* Hbn. herausgestellten 4 Artenpaare werden wegen ihrer paarweise sehr großen Ähnlichkeit in Zeichnungsanlage, Färbung, Habitus und strukturellem Bau der Genitalorgane als nächstverwandte Dualspezies nach Pryer 1886 betrachtet. Sie stehen wegen der größeren Differenzen ihrer besprochenen Merkmale zu den anderen verwandten Arten des Genus in diesem etwas isoliert da.

Lediglich bei dem Paar *O. diniensis* Neubg. und *moeniata* Scop. ergibt sich (jedoch nur nach dem Bau der Genitalapparate), eine nähere Verwandtschaft zu *O. alfacaria* Stgr. und *coelinaria* Grasl. und damit eine kurze phylogenetische Reihe.

Bei den anderen Artenpaaren sind direkte Vorfahren nicht erkennbar. Bei allen 4 Paaren aber läßt die so geringe Differenzierung der beiden Arten voneinander mit großer Wahrscheinlichkeit den begründeten Schluß zu, daß wir es hier mit verhältnismäßig jungen Abspaltungen und mit Mutter- und Tochterarten zu tun haben.

Als jüngere Tochterart darf wohl diejenige mit der größeren ökologischen Potenz, Anpassungsfähigkeit und Vitalität angesehen werden, die sie zur Besiedelung des im Postglazial wieder neuen Lebensraum bietenden Mittel- oder Nord-Europa trotz weniger günstigen Klimas befähigten.

Die Artabspaltungen wurden sowohl durch geographische wie auch durch ökologische und zeitliche Isolierung unterstützt und durch Reduzierung wie Neubildung von Merkmalen im Genitalapparat begleitet. Diese lassen, im Zusammenhang mit dem öko-biologischen Bild, den entwickelten, ebenso differenzierten Anpassungen an glaziale oder postglaziale Klimaverhältnisse auch Schlüsse auf das Alter und Abstammungsverhältnis (Mutter- und Tochterart) zu. Sie geben uns so einen kleinen Einblick in das Evolutionsgeschehen innerhalb einer Gattung, wie ich dies schon 1943 an 40 Paaren erläuterte.

LITERATUR

BOURGOGNE: Bull. Soc. Ent. de France, Bd. 46, p. 86/91, 1941. — COCKAYNE, E. A.: Proc. South London Ent. and Nat. Hist. Soc., 1939. — HOFFMEYER, Skat: *Ortholita*-Tivillingarten, Flora og Fauna, 1940. — HEYDEMANN, Fritz: Neuer Beitrag zur Kenntnis von *Ortholita mucronata* Scop. und *plumbaria* F., Stett. Ent. Z., Bd. 102, 1941. — HEYDEMANN, Fritz: Die Bedeutung der „Ökologischen Valenz“, Ent. Zeitschr. 57. Jhg., p. 1—8. — HEYDEMANN, Fritz: Die Bedeutung der „Dualspecies“ für unsere Kenntnis der Art- und Rassenbildung bei Lepidopteren. Stett. Ent. Z. 104. Jhg. 1943. — HEYDEMANN, Fritz: Die Bedeutung der sogen. „Dualspecies“ für unsere Kenntnis über die Artbildung bei Lepidopteren. Bericht der 7. Wanderversamlg. Deutscher Entomologen, Berlin, 1954. — HEYDEMANN, Fritz: Bemerkungen über „Dualspecies“ bei Lepidopteren. Nachr. Bl. Bayer. Entomologen, V. Jhg. Nr. 11. — SEITZ, A.: Die Großschmetterlinge der Erde, Bd. IV, Suppl.

DISKUSSION

HEYDEMANN (Kiel): Für die Möglichkeit sympatrischer Artentstehung, wie sie auch in diesem Referat angenommen wird, spricht die für eine Anzahl von Tiergruppen bereits nachgewiesene biologische und ökologische Isolation im gleichen geographischen Areal vorkommender verwandter Arten, die oft kaum morphologisch unterschieden werden können. Man kann schwerlich in allen diesen Fällen durchwegs allopatrische Artentstehung und sekundäre sympatrische Ver-

breitung annehmen. Die Isolation kann — je nach Tiergruppe — durch Biotoptrennung, durch Habitatänderung im gleichen Biotop, durch Stratumtrennung, durch Änderung der Jahres- und Tagesperiodik, durch Futterpflanzenwechsel eines Populationsanteils usw. wirksam werden (vgl. auch Tietzel 1956).

In seinem Schlußwort wies der Vortragende noch besonders auf das als viertes angeführte Artenpaar *O. mucronata—plumbaria* hin, wo eine 3—4wöchige Verschiebung der Flugzeit auf die Dauer sicherlich die Möglichkeit einer ausreichenden Isolierung der beginnenden Artspaltung gegeben habe. Ebenso auf seine umfassendere Arbeit von 1943, in der auch die zahlreichen Artspaltungen in den stark monophagen Gattungen *Coleophora*, *Nepticula*, *Lithocolletis* und *Apion*, die ursächlich auf Futterpflanzenwechsel beruhen, der wohl auch zur physiologischen Isolierung führen dürfte, erläutert wurden.

F. Heydemann

ABSTUFUNGEN DER REPRODUKTIVEN ISOLATIONSMECHANISMEN IN DER EREBIA TYNDARUS-GRUPPE UND DEREN SYSTEMATIK

Z. LORKOVIĆ, Zagreb

Nachdem die genetische Fortpflanzungsisolation zum Wesen des Artbegriffes und der Definition der Art wurde, sind die meisten Systematiker, besonders die Musealarbeiter, nicht in der Lage, sich derselben zu bedienen, da ihnen wenig oder nichts über die Fortpflanzungsbeziehungen der zu bearbeitenden Tiere bekannt ist. Als Ersatz für die unbekannte Fortpflanzungsisolation wird die komplexe morphologisch-statistische Merkmals-Diskontinuität als eine Folge der reproduktiven Isolation angewendet, indem auch nahe verwandte Arten im gleichen Gebiete gemeinsam vorkommen können, ohne Hybriden bzw. komplexe Übergangsformen zu bilden.

Dieses Ersatzkriterium ist aber nur für *sympatrische* Formen anwendbar, nicht für *allopatrische*, da letztere überhaupt in keinen gegenseitigen Fortpflanzungskontakt gelangen. Die taxonomische Beurteilung, ob es sich bei nahe verwandten strikt allopatrischen Formen um Arten oder geographische Rassen handelt, bleibt deswegen nach morphologischen Analogien mit den sympatrischen Arten mehr oder weniger subjektiv oder willkürlich, da nur die Ermittlung des Grades der Fortpflanzungsisolation einen objektiven Schluß zuläßt. Die Willkür trifft aber nicht nur den Entscheid, ob es sich im gegebenen Falle um Arten oder Rassen handelt, sondern noch etwas, was schwerer zu entscheiden ist, nämlich die Frage, ob solche allopatrische Formen überhaupt *echte Arten oder echte Rassen sein müssen*. Befindet sich nicht vielleicht eine nicht zu unterschätzende Zahl allopatrischer Formen auf einer unvollständigen Stufe der Speziation, die weder als Art noch als Rasse bezeichnet werden darf? Es handelt sich um sogenannte „Grenzfälle zwischen Art und Rasse“ (Rensch 1929), oder im anglo-amerikanischen Sprachgebrauch um „borderline cases“.

Die unvollständige Stufe der Speziation kann exakt nur experimentell durch den direkten Nachweis des Grades der reproduktiven Isolation festgestellt werden, da eine solche unvollständige Speziationsstufe nur in allopatrischen Verhältnissen möglich ist. Daß solche unvollkommene Stufen der Artbildung häufiger sind als es gewöhnlich angenommen wird, zeigte die experimentelle Untersuchung der Fortpflanzungsisolation einiger allopatrischer Schmetterlingsformen, von welchen hier die *Erebia tyndarus*-Gruppe in Kürze dargestellt sein soll.

Vor dem Jahre 1936 war nur eine einzige Art dieser Gruppe bekannt: *Erebia tyndarus* Esp. 1781. In der Monographie von Warren (1936) werden noch zwei weitere Arten unterschieden: *E. ottomana* H. S. und *E. callias* Edw. sowie mehrere geographische Rassen. Die Untersuchung der Chromosomenzahlen in der Spermatogenese dieser Falter zuerst von mir (Lorković, 1941, 1949) und dann von de Lesse (1953 a, b, 1955 a, b, 1960) erfolgreich weitergeführt, brachte überraschend große Unterschiede zwischen einigen bis dahin als Rassen betrachteten Formen, so daß einige Formen unbedingt als Arten anerkannt werden mußten, in erster Reihe *hispania* Btlr. mit $n = 24$ oder 25 und *iranica* Gr. mit $n = 51$, da so große Unterschiede gegenüber *tyndarus* ($n = 10$) bei Schmetterlingen sonst nur zwischen Arten gefunden worden sind (Lorković, 1941). Bei den übrigen Formen mit geringeren Chromosomenunterschieden war die Sachlage nicht so einfach, um so weniger, da auch die Groß-Morphologie sowie die Genitalanatomie infolge unbedeutender Unterschiede zuerst keine sicheren Schlüsse erlaubten (Fig. 1). In der Tat war die Ermittlung bestimmter Einheiten zuerst nur an Hand ihrer getrennten Areale möglich.

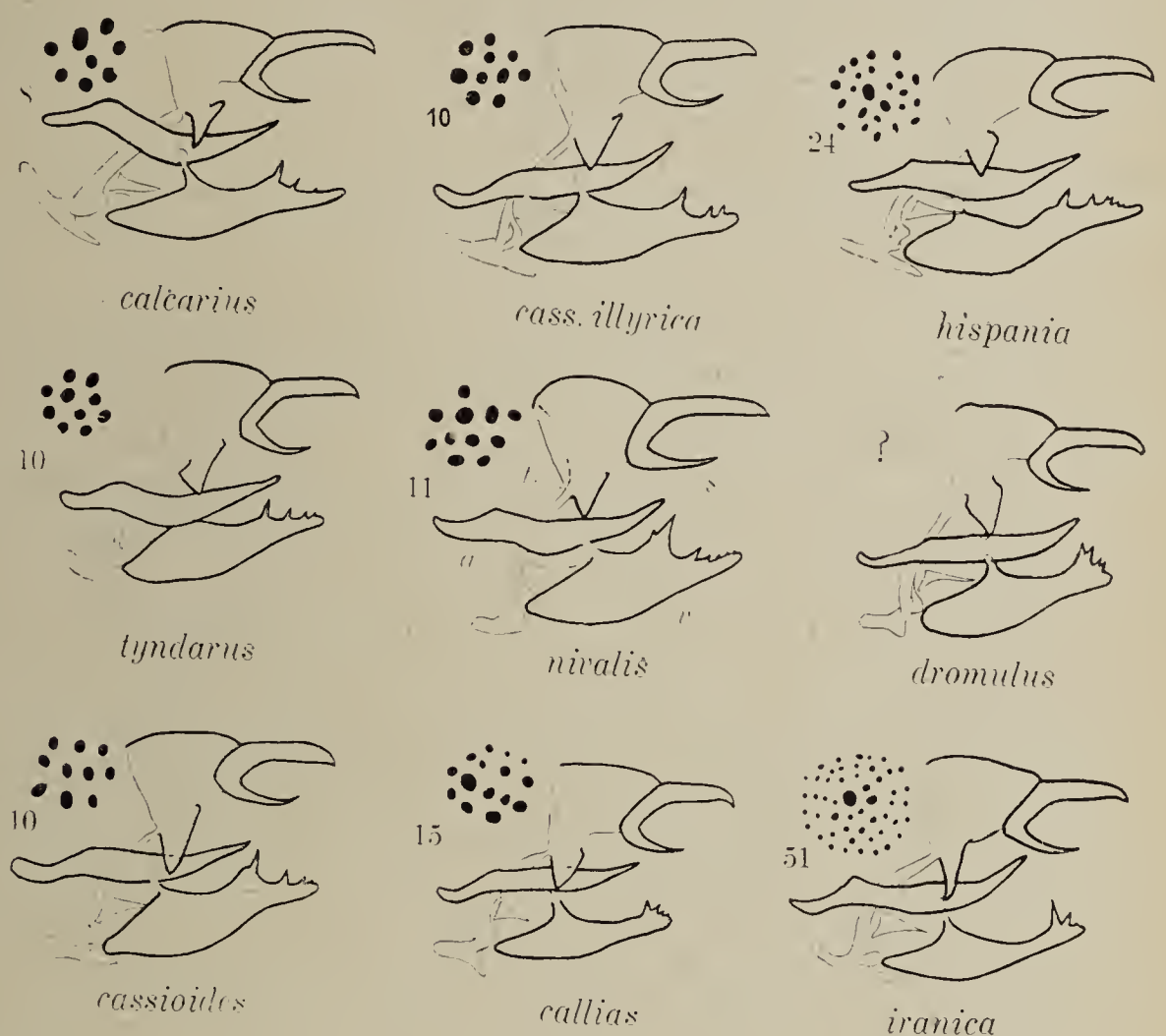


Fig. 1. Die männlichen Genitalien und die haploiden Chromosomenzahlen der ersten Reifeteilung der Spermatocyten bei den Arten, Halbarten und Rassen der *Erebia tyndarus*-Gruppe. stärker ausgezogene Linien bedeuten Organe, die systematisch wichtig sind.

Mit Ausnahme der *E. ottomana* sind nämlich alle übrigen Formen bzw. Arten der *tyndarus*-Gruppe entweder völlig oder fast völlig räumlich getrennt, allopatrisch. Nur ganz wenige Stellen sind bekannt, an welchen je zwei Formen bzw. Arten in räumlichen Kontakt kommen, während ein echtes Kohabitationsgebiet nur für *E. hispania* und *E. cassioides* auf einer Stelle in den Pyrenäen (Cautarets) bekannt ist. An den wenigen entdeckten Kontaktstellen in den Alpen (Fig. 2), wo *tyndarus*, *cassioides* und *nivalis* zusammentreffen, kommt entweder die eine oder beide von den zwei sich gegenseitig beherrschenden Formen nur vereinzelt vor und die Breite dieses gemeinsamen Gebietes beträgt nicht mehr als 100—300 Meter (Val Ferret der Schweiz und Italiens, Spitzen und Ritzen-äthli oberhalb Grindelwald in der Schweiz und Niedertal bei Vent in Tirol (de Lesse, 1952, 1960, Lorković et de Lesse, 1954, Lorković, 1957). Es ist deswegen kein Wunder, daß an den seltenen Kontaktstellen die Hybriden nicht die Regel sein können, wie man sonst bei Formen mit einem solchen subspezifischen Verbreitungsbild erwarten würde. Der tatsächliche Prozentsatz der Hybriden ist aber sehr schwer feststellbar, da infolge

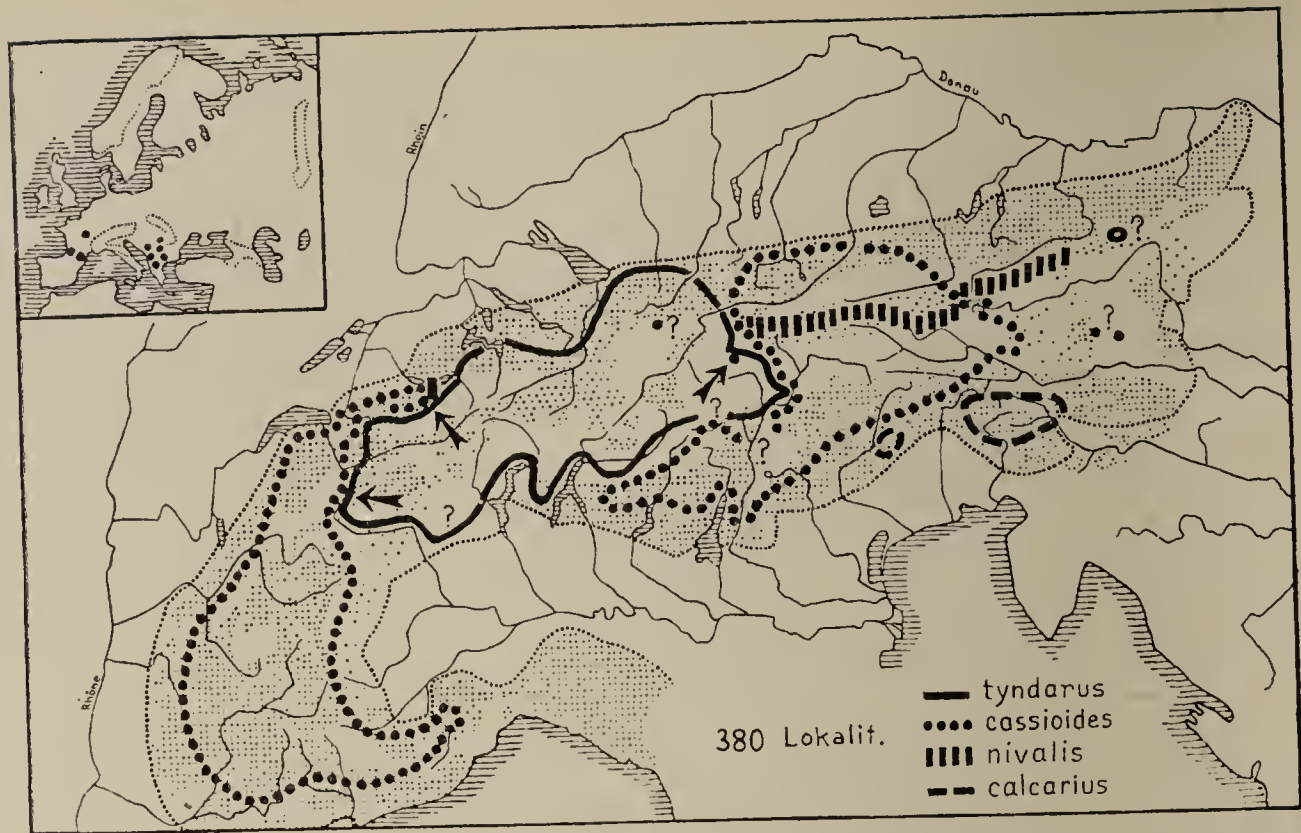


Fig. 2. Areale der alpinen Arten *E. tyndarus* Esp., *E. cassioides* R. & Hohenw., *E. nivalis* Lrk. & Les. und der Halbart *E. (tyndarus) calcarius* Lrk. aufgestellt auf Grund von 380 Einzel-Lokalitäten. Die Pfeile zeigen die Stellen der Kontaktgebiete.

geringer morphologischer Unterschiede und der übergreifenden Variabilität der Merkmale die exakte Unterscheidung der Hybriden von den Totalübergängen fast unmöglich ist (Lorković, 1938, 1942, 1953).

Vollständig räumlich isoliert ist unter den europäischen Formen nur *calcarius* Lrk., die auf die Julischen Alpen und Monte Cavallo in den Venetianischen Alpen beschränkt ist (Lorković et de Lesse, 1960).

Um die Frage des Vorkommens der Hybriden befriedigend zu lösen, wurden Paarungsversuche zwischen fast allen Formen der Gruppe durchgeführt, die teilweise zu unerwarteten Ergebnissen führten und in der Fig. 3 diagrammatisch dargestellt sind. Die Versuche wurden entweder im Laboratorium oder im Freien an den natürlichen Flugstellen unter dem Netz mit in der Regel nur je einem Paar Falter ausgeführt, also nicht im Konkurrenzversuch, da in letzterem Falle das eine Geschlecht durch die Anwesenheit des art eigenen Partners zur Fremdpaarung stimuliert sein kann, obwohl es bei einem Einzel-

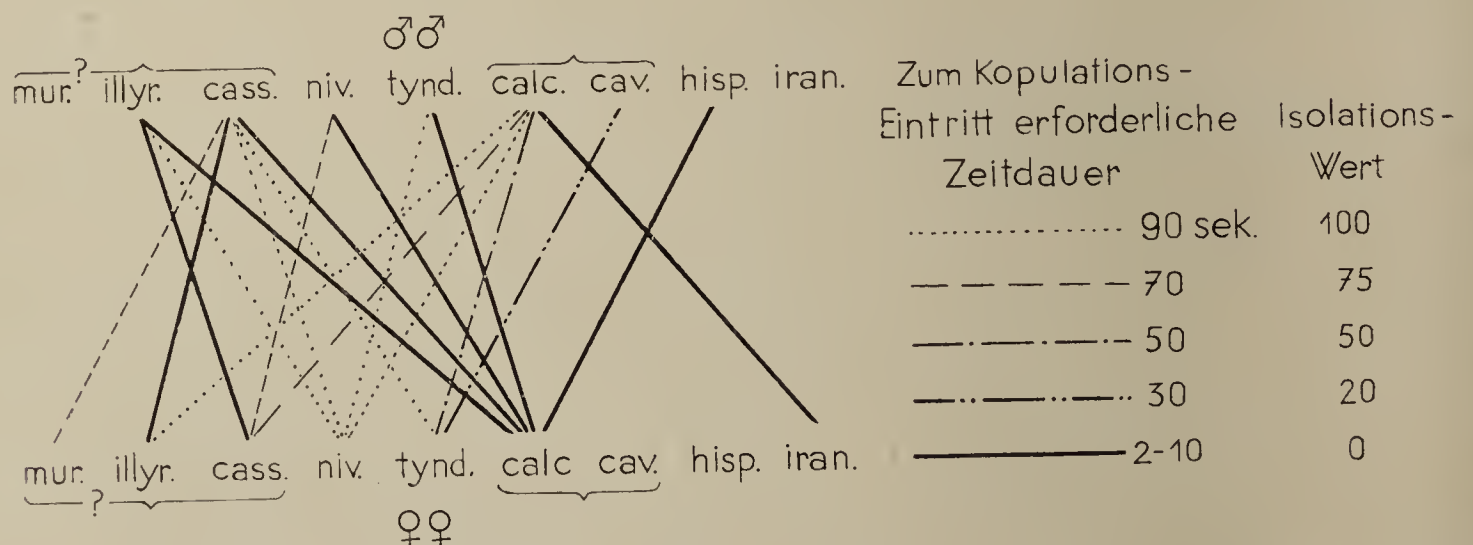
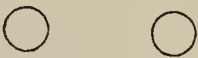
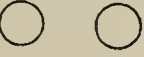
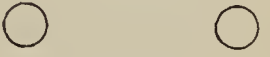


Fig. 3. Schematische Darstellung der Paarungs isolation zwischen den Gliedern der *E. tyndarus*-Gruppe auf Grund der Zeitdauer, die für den Eintritt der Paarung erforderlich ist. Von den Abkürzungen der in der Fig. 1 und Tabelle I nicht enthaltenen Namen bedeuten: *cav.* = *E. tyndarus* ssp. *cavallu* Lrk. & Les., *mur* = *E. cassioides* ssp. *murina* Rév. Das Fragezeichen bedeutet, daß der taxonomisch Wert der letzteren Form fraglich ist.

paar nie zur Kreuzung kommen würde, wie dies die Versuche mit echten sehr nahe verwandten aber sympatrischen Arten lehren (siehe unten). Außerdem zeigte sich, daß bei gleichzeitiger Anwendung von zwei oder drei Männchen diese sich gegenseitig so heftig anfliegen, daß die Paarungslust der Männchen dadurch stark geschwächt wird und die Weibchen zu kurz kommen.

Zur Feststellung des Isolationsgrades wurde die Zeitdauer, die zum Eintritt der Paarung erforderlich ist, verwendet. Bei artgleichen Partnern erfolgt die Paarung meistens zwischen 2 bis 10 Sekunden, nachdem das Männchen das Weibchen bemerkt hatte, welche Zeitdauer deswegen als Null-Wert der sexuellen Isolation angenommen wurde; zur vollständigen Isolation (100) wurde die Zeitdauer, nach welcher ein normales Männchen mit dem Balzen und Nachfolgen des Weibchens ganz aufhört, verwendet.

Tabelle I

Kreuzung	Sexuelle Isolation	Sterilität der Hybriden	Reproduktive Isolation	Grad der Allopatrie
<i>cassioides</i> × <i>illyrica</i>	1,2	19,24	9,68	
<i>calcarius</i> × <i>tyndarus</i>	31	62,47	46,73	
<i>calcarius</i> × <i>nivalis</i>	53	80,16	67,58	
<i>calcarius</i> × <i>illyrica</i>	50	95,29	72,64	
<i>calcarius</i> × <i>cassioides</i>	52	100,00	76,00	
<i>calcarius</i> × <i>iranica</i>	50 (?)	?	?	
<i>nivalis</i> × <i>tyndarus</i>	ca. 95	83,13	89,06	
<i>tyndarus</i> × <i>cassioides</i>	88	96,62	92,31	
<i>nivalis</i> × <i>cassioides</i>	99	100,00	99,50	

Die Versuche zeigten, daß zwischen den einzelnen Formen verschiedene Grade der Ausprägung der sexuellen Isolation bestehen, von ganz niedrigen bis zu den höchsten (Tabelle I). Die mittelmäßigen Werte von 31—53 stammen alle von den Kreuzungen mit den *calcarius*-♀♀, die überraschenderweise gar keine sexuelle Isolation gegenüber den ♂♂ jeder anderen Art zeigen. Umgekehrt paaren sich mit den *calcarius*-♂♂ die Weibchen der anderen Arten nicht oder schwer. So paart sich z. B. das *calcarius*-♀ ohne die geringste Resistenz mit *cassioides*- und *cassioides illyrica*-♂♂, aber die reziproke Paarung ist auf natürlichem Wege nicht zu erreichen, es sei denn, daß in dem Netz 3 bis 4 Männchen ersetzt werden, bis es endlich nach etwa 4 bis 5 Minuten zur Paarung kommen kann. Die Form *calcarius* müßte somit gegenüber den anderen Formen vom Standpunkt der sexuellen Isolation im weiblichen Geschlecht als Rasse, im männlichen als Art bezeichnet werden! Nur die *tyndarus*-♀♀ gehen von den europäischen Formen noch verhältnismäßig leicht in Paarung mit den *calcarius*-♂♂. Überraschend war aber weiterhin, daß sich auch die *iranica*-♀♀ ohne weiteres mit den *calcarius*-♂♂ vereinigen, obwohl gerade *iranica* die größten morphologischen und cytologischen Unterschiede aufweist, die unbedingt als spezifisch beurteilt werden müssen.

Die übrigen Formen (in der Tabelle I fett gedruckt) zeigen hohe sexuelle Isolationswerte und stehen somit bezüglich dieses Isolationsmechanismus dem Endprozeß der Speziation sehr nahe. Dies gilt in erster Linie für das Verhältnis *nivalis*—*cassioides*, die als richtige Arten bezeichnet werden müssen, da man sie gewissermaßen auch als sympatrisch ansehen darf, indem sie im gleichen Gebiet nur vertikal getrennt sind, da *cassioides* von 1300 bis

2400 m, *nivalis* von 2300 bis über 2700 m vorkommt, richtige Hybriden aber nicht bekannt sind. Nicht viel anders wird es auch mit *E. nivalis* und *E. tyndarus* sein, während zwischen *E. tyndarus* und *E. cassioides* die Möglichkeit zur Hybridisation schon größer ist, was tatsächlich in der Natur bestätigt erscheint, indem de Lesse (de Lesse 1960) an der Kontaktzone von *E. tyndarus* und *E. cassioides murina* Rev. oberhalb Grindelwald unter 33 Exemplaren beider Arten 4 Falter (12%) mit ausgesprochenem Hybridencharakter fing. Aber auch in der Kontaktzone von *E. tyndarus* und *E. nivalis*, gleichfalls oberhalb Grindelwald, fand ich unter 15 Exemplaren beider Arten einen mutmaßlichen Hybriden (6,7%) mit sämtlichen Unterschiedsmerkmalen in Mittelwerten. Die Prozentsätze dieser scheinbaren Hybriden stimmen recht gut mit den erhaltenen Werten der Sexualisolation überein (88% bzw. 95%).

Zum Vergleich der sexuellen Isolation der Glieder der *tyndarus*-Gruppe mit dem Grad der Isolation unzweifelhafter Arten dienten meine früheren Versuche mit den sympatrischen nächst verwandten Artenpaaren *Pieris rapae*—*P. manni* (Lorković, 1928), *Leptidea sinapis*—*L. morsei* (Lorković, 1950), *Everes argiades*—*E. alcetas*—*E. decolorata* (1938), die alle im Einzelversuch absolute oder beinahe absolute (100%) sexuelle Isolation gezeigt haben.

Der ganz niedrige sexuelle Isolationswert von 1,2 unserer Versuche bezieht sich auf die geographischen Rassen *E. cassioides cassioides* und *c. illyrica*, was insofern von Interesse ist, da Warren (1953, 1954) allein auf Grund der Valvenform des männlichen Genitals die Balkanform *illyrica* nicht zu *cassioides*, mit der sie sonst die meisten Merkmale gemeinsam hat, sondern zu *E. tyndarus* zog, von der sie sexuell stark isoliert ist (SI = 81).

Als Isolations-Faktoren wurden die sexuellen Düfte und im Falle *nivalis* $\times$ *cassioides* auch ein gewisser Grad des mechanischen Nichtübereinstimmens festgestellt.

Die Fruchtbarkeit und Lebensfähigkeit der Hybriden. Die Bildung der F_1 -Hybriden darf an sich unter keinem Umstand als ein Zeichen der infraspezifischen Verwandtschaft der gekreuzten Formen dienen, da sämtliche erreichten Artkreuzungen, sympatrische wie auch allopatrische, eine normale Befruchtungsfähigkeit und kräftige, lebensfähige F_1 -Hybriden ergaben und erst Gattungskreuzungen geringere Lebensfähigkeit zur Folge haben. Dasjenige, was für die Beurteilung der Spezifität zweier Formen in Frage kommt, ist die Fruchtbarkeit der F_1 -Hybriden und die Lebensfähigkeit der F_2 -Hybriden bzw. Zygoten, da erst hinsichtlich dieser ein charakteristischer Unterschied gegenüber Rassenkreuzungen hervortritt: Artkreuzungen auch von nahe verwandten sympatrischen Arten geben selten eine F_2 -Generation; in der Regel sind entweder die F_1 -Hybriden unfruchtbar oder die F_2 -Hybriden nicht lebensfähig. Von *Pieris manni* $\times$ *P. rapae*, *P. manni* $\times$ *P. napi*, *P. rapae* $\times$ *P. napi*, *Leptidea sinapis* $\times$ *L. morsei*, *Anthocharis cardamines* $\times$ *A. euphenoides* konnten trotz verhältnismäßig großer Zahl der Paarungen zwischen den F_1 -Hybriden nie F_2 -Hybriden erzielt werden, nicht einmal die Embryonalentwicklung ging vor sich. Bei den übrigen vielen Artkreuzungen, die zugleich Gattungskreuzungen waren, war eine F_2 -Generation im voraus nicht zu erwarten, da die F_1 -Hybriden entweder steril, d. h. ohne Geschlechtszellen, oder mit stark herabgesetzter Gametenbildung sind. Ausnahmen kommen vor, sind aber eben Ausnahmen.

Aber nicht nur die F_2 -Generation, sondern auch die Rückkreuzungen der F_1 -Hybriden mit den Elternarten ergeben meistens auch keine Nachkommen-schaft, wenn es sich um sympatrische Arten handelt. So erhielt ich bei den erwähnten Pieriden-Artkreuzungen von 45 Rückkreuzungen der beiden reziproken *P. rapae* $\times$ *P. manni*-Hybriden mit beiden Elternarten im ganzen 9 Hybriden, was bei durchschnittlich nur 50 Eiern jedes Geleges 0,35% ausmacht, d. h. jedes dreihundertfünfzigste Ei kommt zur Entwicklung. Von 7 *L. sinapis* $\times$ *morsei*-Rückkreuzungen kam kein Ei zur Raupen-

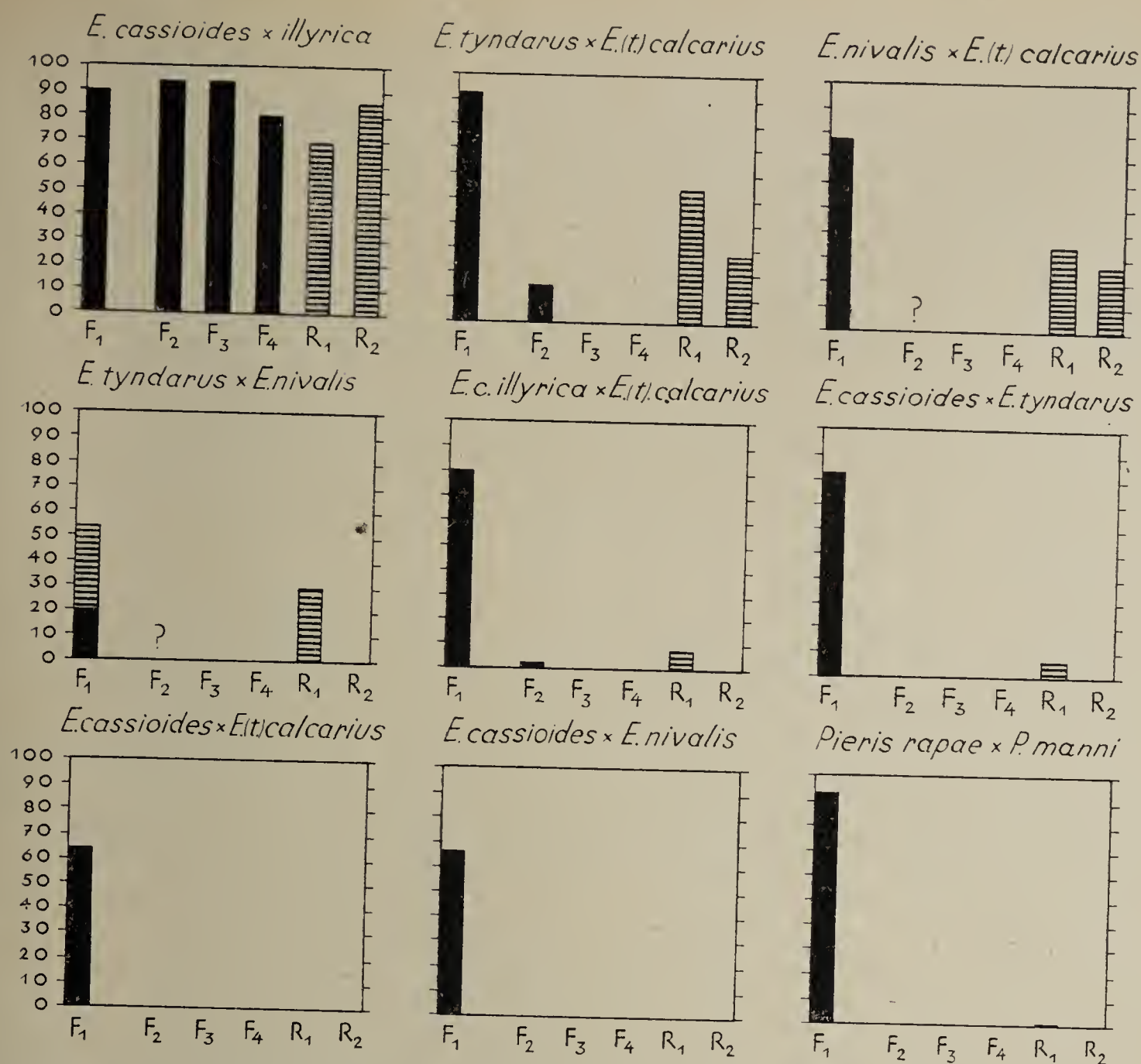


Fig. 4. Diagramm der Sterilität bzw. Lebensunfähigkeit der Hybriden, ausgedrückt in Prozenten der aus den Eiern ausgeschlüpften Larven. Die Fragezeichen bedeuten, daß die entsprechende Paarung nicht erhalten wurde.

entwicklung. Ganz ähnliche Ergebnisse sind uns auch von anderen Lepidopteren-Artkreuzungen her bekannt (Standfuss, Federley, Harrison, Meisenheimer, Clark u. Sheppard, Brower, Remington etc.).

Ganz anders sind die Verhältnisse in der *tyndarus*-Gruppe, wie dies aus den Diagrammen der Fig. 4 zu ersehen ist, auf welchen der Prozentsatz der zu voller Entwicklung gelangten Eier bzw. ausgeschlüpfter Räumchen in der F₁-, F₂-, F₃-, F₄-, R₁- und R₂-Generation dargestellt ist. Abgesehen von der F₁-Generation, die nicht entscheidend ist, kommen auch in der Fruchtbarkeit bzw. Lebensfähigkeit der Hybriden verschiedene Abstufungen vor. Die sehr hohen Werte bis 92% Fruchtbarkeit der F₂-, F₃- und F₄-Generation sowie der Rückkreuzungen beziehen sich auf die Kreuzungen der zwei bereits besprochenen geographischen Rassen von *E. cassioides*, deren Rassennatur durch die volle Fruchtbarkeit ihrer Kreuzungsprodukte und abwesende sexuelle Isolation somit einwandfrei bewiesen ist, was ohne diesen experimentellen Nachweis nicht möglich wäre, da beide Rassen mehrere hundert Kilometer voneinander entfernt sind. Es bedarf dabei nicht erst besonderer Betonung, daß die etwas niedrigere als 100% Fruchtbarkeit größtenteils auf Zuchtsterilität zurückzuführen ist.

Von besonderem Interesse ist die Kreuzung *tyndarus* × *calcarius* mit ihrer zwar zahlenmäßig geringen, aber dennoch gut vertretenen F₂-Generation und unerwartet hoher Fruchtbarkeit der ersten und zweiten Rückkreuzung, die eine Mittelstellung zwischen Rassen-

und Artkreuzungen einnimmt. Von den Kreuzungen *tyndarus* $\times$ *nivalis* und *calcarius* $\times$ *nivalis* fehlen zwar die F_2 -Generationen, da nicht zu gleicher Zeit beide Geschlechter für eine Paarung vorhanden waren, aber die unerwartet hohe Rückkreuzungs-Fruchtbarkeit dieser Kreuzungen weist doch auf eine Entwicklungsmöglichkeit der F_2 -Generation hin. Für diese Vermutung spricht auch das Vorhandensein einer, wenn auch zahlenmäßig geringen, F_2 -Generation der Kreuzung *calcarius* $\times$ *illyrica*, bei welcher die Fruchtbarkeit der R_1 -Generation bedeutend niedriger ist als bei den erwähnten zwei Kreuzungen. Schließlich, bei *cassioides* $\times$ *calcarius* und *cassioides* $\times$ *nivalis* kommen auch in den Rückkreuzungen keine lebensfähigen Larven mehr zur Entwicklung.

Der Grad der Hybriden-Sterilität könnte eine Folge der verschieden starken Störung der Chromosomen-Paarung sein. Dabei muß aber auch der Unterschied in den Chromosomenzahlen zwischen einzelnen Arten berücksichtigt werden, da z. B. bei *tyndarus* $\times$ *nivalis*, die 10 bzw. 11 Chromosomen haben, die Chromosomenpaarung bis auf ein Chromosom normal verläuft.

Wir finden also bezüglich der Fruchtbarkeit und Lebensfähigkeit der Hybriden der *tyndarus*-Gruppe ebenso verschiedene Stufen, wie sie auch für die sexuelle Isolation gefunden worden sind. In der Tabelle I sind die Werte der beiden Isolationsmechanismen für jede Kreuzung eingetragen und außerdem der gemeinsame reproduktive Isolationswert, das heißt der Prozentsatz der sexuellen Isolation und der Prozentsatz der Sterilität dividiert durch 2. Man sieht, daß die Ausbildung beider Isolationsmechanismen im allgemeinen übereinstimmt, wenn auch nicht ganz, welches Nichtübereinstimmen ausschließlich aus dem ungewöhnlichen Fehlen jeglicher sexueller Isolation bei den *calcarius*-♀♀ resultiert.

Eine interessante Koinzidenz ergibt sich aus dem Vergleich der Grade der reproduktiven Isolation und der Grade der Allopatrie der Glieder dieser *Erebia*-Gruppe: Hohe Isolationswerte kommen nämlich nur zwischen Formen vor, deren Areale im gegenseitigen räumlichen Kontakt stehen, während die niedrigeren Werte zwischen räumlich weit getrennten Formen zu verzeichnen sind. Die höchste Isolation ist zwischen *nivalis* und *cassioides* gefunden worden (99,5), welche zwei Arten auch eine mehr oder weniger regelmäßige Überschneidungszone zwischen ihren vertikal überlagerten Arealen zeigen. Dagegen begegnen sich *tyndarus* und *cassioides* nur an ein paar Lokalitäten und zeigen schon etwas schwächere Isolation, während für *tyndarus* und *nivalis* mit dem niedrigsten reproduktiven Isolationswert (89,06) bisher nur eine einzige Kontaktzone gefunden wurde und auch in der Zukunft keine weiteren zu erwarten sind. Die Form *calcarius* ist dagegen von allen anderen Arten räumlich vollständig getrennt, und gerade diese Form hat auch noch eine bedeutende Paarungsmöglichkeit mit diesen Arten aufbewahrt. Ähnliches gilt auch für die Tausende von Kilometern entfernte *iranica*, deren Weibchen ebenso keine sexuelle Isolation gegenüber den europäischen *calcarius*-♂♂ zeigen. Wenn auch diese Koinzidenz nicht statistisch gesichert ist und nur ein Zufall sein mag, stimmt sie doch mit der bekannten Hypothese Dobzhanskys (1937) und Huxleys (1942) überein, die besagt, daß, wenn zwei geographisch isolierte Formen vorzeitig in Kontakt kommen, sie sich je nach dem erreichten Differenzierungsgrad entweder ganz vermischen oder rascher die reproduktive Isolation ausbilden werden, als wenn sie weiterhin territorial isoliert geblieben wären.

Für die Systematik ergeben sich aus den vorliegenden Untersuchungen folgende Folgerungen:

1. In der *tyndarus*-Gruppe, die sich durchwegs aus völlig oder fast völlig allopatrischen Formen zusammensetzt, sind verschiedene Abstufungen der reproduktiven Isolation vorhanden, und zwar ganz geringe, mittlere und hohe.

2. Diese Abstufungen konnten nicht ohne weiteres aus dem morphologisch-chorologischen Bilde dieser Formen ermittelt werden.
3. Die niedrigste gefundene Stufe der reproduktiven Isolation (1,2) stimmt mit der üblichen systematischen Kategorie der geographischen Rasse (subspecies) überein, während die Stufe hoher Isolationswerte noch ohne Schwierigkeit zur Kategorie der Art (Species) gerechnet werden kann, wenn auch nur bei zwei Formen die Isolation jener der sympatrischen Arten ebenbürtig ist. Die mittlere Stufe der reproduktiven Isolation kann dagegen weder mit der einen noch mit der anderen systematischen Kategorie identifiziert werden, sondern muß eine eigene Bezeichnung bekommen (Semispecies).

Es muß deswegen:

1. Die Form *illyrica* Lrk. als geographische Rasse von *Erebia cassioides* R. & Hohenw. bezeichnet werden,
2. *Erebia cassioides* R. & Hohenw. und *E. nivalis* Lrk. & Les. als zwei Arten, während *E. tyndarus* Esp. zwar als Art, aber nicht mit voller reproduktiver Isolation zu betrachten ist.
3. Die Form *calcarius* darf dagegen weder als Art noch als Rasse bezeichnet werden, da ihre reproduktive Isolation nur halbwegs ausgebildet ist. Solche mittlere Stufen der Speziation, von welcher heute schon mehrere Fälle gut bekannt sind, z. B. *Pieris (napi) bryoniae* (siehe das Referat im Symposium 17) und in der Zukunft immer zahlreicher sein werden, müssen mindestens einen international anerkannten Namen und eine Bezeichnung erhalten, wenn die Systematik die tatsächlichen Beziehungen zwischen den Organismen widerspiegeln soll und sich nicht zu einer bloßen Katalogisierung der bewußt willkürlich fixierten Formen herabwürdigen will.

Summary

Experimental examination of two reproductive isolating mechanisms between four allopatric or parapatric forms of the *Erebia tyndarus* group from the Alps, one form from the Pyrenees, one from the Balkan and one from Iran has shown that there are different degrees of sexual isolation, hybrid sterility and hybrid inviability, ranging from complete isolation to a very low one or none.

The degree of reproductive isolation between three entirely geographically isolated forms (*calcarius*, *illyrica*, *iranica*) could not be expected from their morphological differences. On the strength of the degrees of reproductive isolation one of the forms should be considered as subspecies (*E. cassioides illyrica*), two forms as species (*E. cassioides*, *E. nivalis*), one form as a not entirely isolated species (*E. tyndarus*), whereas one form cannot be denoted either as subspecies or as species but only as semispecies because of its half-way developed isolating mechanisms: *E. (tyndarus) calcarius*. *E. iranica* is a species with a very low sexual isolation as to *calcarius* males but with a high barrier of F_1 -hybrid inviability. Similarly but less pronounced may be applied also to *E. hispania*.

LITERATUR

- DOBZHANSKY, Th. 1937. Genetics and the origin of species. Columb. Univ. Press, New-York.
 HUXLEY, J. 1942. Evolution: The modern synthesis. London. — LESSE, H. de. 1952. La répartition d'*Erebia tyndarus* Esp. et *cassioides* R. et H. dans la partie occidentale du Valais. *Evolutionary biologist*, 4: 68—70. — LESSE, H. de. 1953 a. Formules chromosomiques nouvelles du genre *Erebia* et séparation d'une espèce méconnue. C. R. Acad. Sc. 236: 630—632. — LESSE, H. de. 1953 b. Formules chromosomiques nouvelles du genre *Erebia*. Id. 237: 758—759. — LESSE, H. de. 1955 a. Nouvelles formules chromosomiques dans le groupe d'*Erebia tyndarus*. Id. 240: 347—349. — LESSE, H. de. 1955 b. Une nouvelle formule chromosomique dans le groupe d'*Erebia tyndarus*. Id. 241: 1505—1507. — LESSE, H. de. 1960. Spéciation et variation chromosomiques chez les

Lépidoptères Rhopalocères. Ann. Sc. Nat., Zool. 12 ser.: 1—223. — LORKOVIĆ, Z. et H. de LESSE. 1954. Nouvelles découvertes concernant le degré de parenté d'*Erebia tyndarus* Esp. et *E. cassioides* Hohnw. Lambillionea, 54: 58—68, 78—86. — LORKOVIĆ, Z. et H. de LESSE. 1960. Recherches sur la distribution géographique des représentants du groupe d'*Erebia tyndarus* Esp. — *Erebia calcarius* Lrk au Monte Cavallo au nord de Venise. Bull. Mus. Civ. Nat. Genova. — LORKOVIĆ, Z. et H. de LESSE. 1954. Expériences de croisements dans le genre *Erebia*. Bull. Soc. Zool. France, 79: 31—39. — LORKOVIĆ, Z. 1928. Analyse des Speciesbegriffes und der Variabilität der Species auf Grund von Untersuchungen einiger Lepidopteren. Kroatisch, deutscher Auszug. Glasnik (Acta soc. sc. nat. croat.) 38: 1—64. — LORKOVIĆ, Z. 1938. Studien über den Speziesbegriff. II. Artberechtigung von *Everes argiades* Pall., *E. alcetas* Hffgg. und *E. decolorata* Stgr. Mitt. München. Ent. Ges. 28: 215—246, 32: 599—624. — LORKOVIĆ, Z. 1941. Die Chromosomenzahlen in der Spermatogenese der Tagfalter. Chromosoma 2: 155—191. — LORKOVIĆ, Z. 1942. Modifikationen und Rassen von *Everes argiades* Pall. und ihre Beziehungen zu den klimatischen Faktoren ihrer Verbreitungsgebiete. Mitt. München. Ent. Ges. 33: 431—478. — LORKOVIĆ, Z. 1949. Chromosomenzahlen-Vervielfachung bei Schmetterlingen und ein neuer Fall fünffacher Zahl. Rev. Suisse Zool. 56: 243—249. — LORKOVIĆ, Z. 1950. Neue ostasiatische Arten und Rassen der Gattung *Leptidea* ... Glasnik, 2, 3: 57—76. — LORKOVIĆ, Z. 1953. Spezifische, semispezifische und rassische Differenzierung bei *Erebia tyndarus* Esp. „Rad“ Acad. Jugosl. Zagreb. 294: 163—224. — LORKOVIĆ, Z. 1957. Die Speziationsstufen in der *Erebia tyndarus*-Gruppe. Biol. Glasn. 10: 61—110. — RENSCH, B. 1929. Das Prinzip geographischer Rassekreise und das Problem der Artbildung. Berlin, Bornträger. — WARREN, B. C. S. 1936. Monograph of the genus *Erebia*. London, Brit. Mus. — WARREN, B. C. S. 1953. Problems of speciation on the genus *Erebia*. Ent. Rec. 65: 2—6. suppl. — WARREN, B. C. S. 1954. *Erebia tyndarus* Esp. and *E. cassioides* Rein. and Hohenw. two distinct species. Ent. month. Mag. 90: 129—130. — WARREN, B. C. S. 1955. *Erebia tyndarus* and allied species: The solution of some long-outstanding problems. Entomologist. 88: 227—231. — WARREN, B. C. S. 1959. On *Erebia aquitania* Fruchst.: with a note on the value of anatomical characters in this and related species. Ent. Rec. 71: 184—190.

Die übrige Literatur befindet sich angeführt in dem Schriftenverzeichnis des Artikels von Symposium 17.

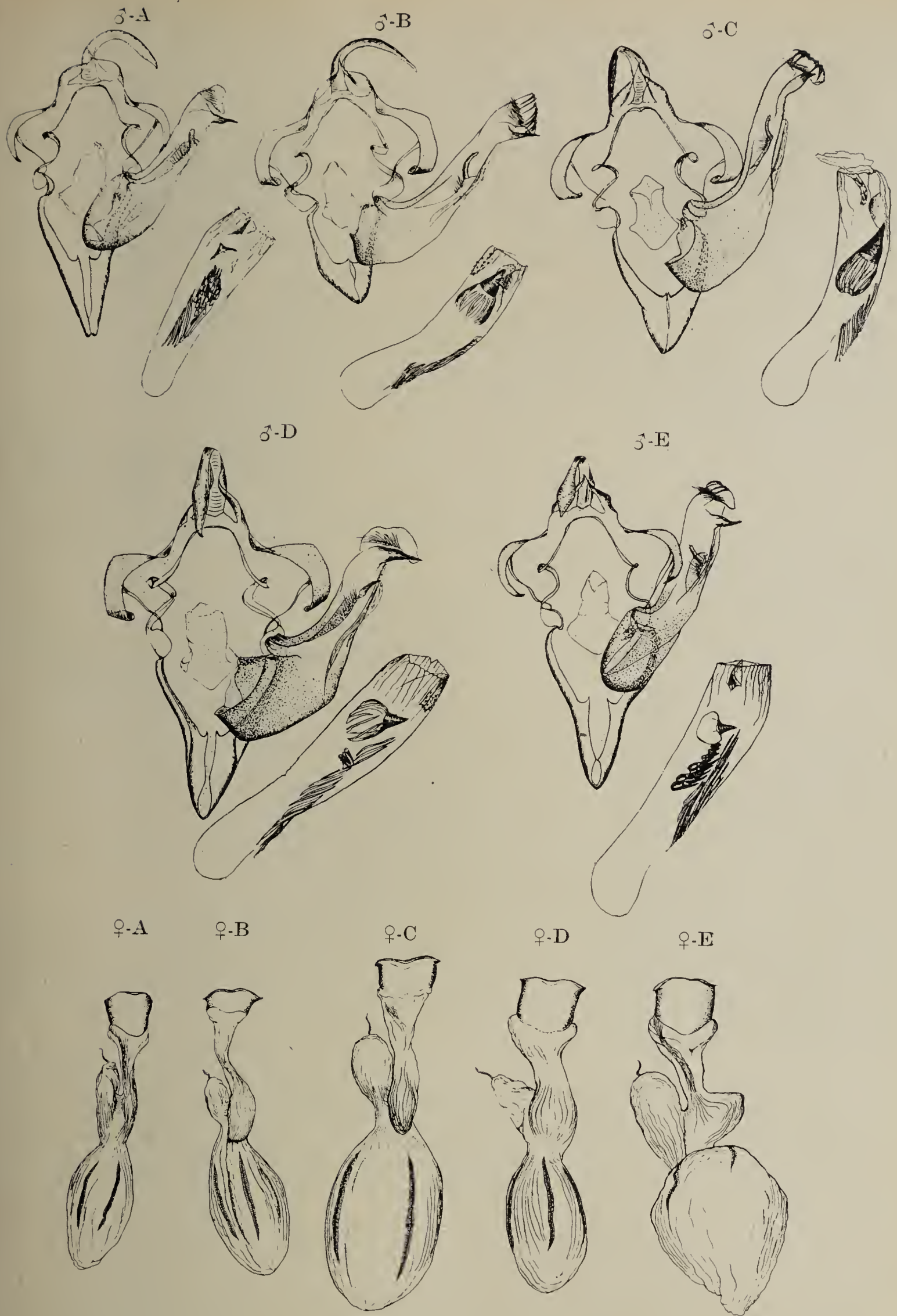
GEOGRAPHISCHE VARIABILITÄT IM GENITALBAU VON *HYDRAECIA NORDSTROEMI*, HORKE. LEP. NOCT.

ERNST URBAHN, Zehdenick/Havel

(Siehe Tafel III)

1938, auf dem 7. Int. Ent. Kongreß in Berlin, hat Warnecke über die „taxonomische Bedeutung der Genitalarmatur bei Lepidopteren“ gesprochen. Die seinerzeit von ihm aufgestellten Leitsätze sind heute wohl allgemein als richtig anerkannt, ja sie erscheinen uns zum Teil fast selbstverständlich, so zum Beispiel der Wert der damals noch neueren Untersuchungsmethode für die ganze systematische Lepidopterologie, aber auch die Gefahr, die in der Verallgemeinerung hier und da gemachter Feststellungen liegt, oder beispielsweise der Hinweis auf die falsche Behauptung, daß sehr nahe verwandte Arten genitaliter stets große Unterschiede aufwiesen. — Warnecke betont, daß bei aller Anerkennung des taxonomischen Wertes der Genitalarmatur ihre unterschiedliche Bedeutung im Einzelfalle beachtet werden müsse, besonders aber auch die geographische Variabilität der Genitalarmatur bei vielen Arten.

Ein Musterbeispiel für die Richtigkeit dieser Erkenntnisse scheint mir bei der Noctuidengattung *Hydraecia* vorzuliegen.



. Genitalzeichnungen: ♂-A. *Hydraecia nordstroemi* Horke, Finnland (333). — ♂-B. *Hydraecia micacea* Esp., England (416). — ♂-C. *Hydraecia amurensis* Stgr., Amur (447). — ♂-D. *Hydraecia petasitis* Dbld., Bayr. Oberpfalz (454). — ♂-E. *Hydraecia nordstroemi* Horke, Mittelasien (439). — ♀-A. *Hydraecia nordstroemi* Horke, Finnland (605). — ♀-B. *Hydraecia micacea* Esp., Berlin (494). — ♀-C. *Hydraecia amurensis* Stgr., Slg. Daumiller (460). — ♀-D. *Hydraecia petasitis* Dbld., Bayr. Oberpfalz (456). — ♀-E. *Hydraecia nordstroemi* Horke, Südrural (445).

Vor 10 Jahren wurde in Schweden und Finnland fast gleichzeitig entdeckt, daß es in Nordeuropa neben der allbekannten *Hydraecia micacea* Esper eine täuschend ähnliche Art gibt, die von dem Schweden Horke den Namen „*nordstroemi*“ erhalten hat. Sie ist inzwischen auch von Bornholm und aus verschiedenen Teilen Asiens bekanntgeworden.

Um festzustellen, ob die neue Art auch in Deutschland vorkäme, zum Beispiel an der Ostseeküste, haben wir seit einer Reihe von Jahren möglichst viele deutsche *Hydraecia*-Falter in Privat- und Staatssammlungen durchgesehen und — soweit nötig — genitaluntersucht. Bisher fand sich kein Stück einer *nordstroemi*, das aus Deutschland stammte, auch nicht aus anderen europäischen Ländern, ausgenommen Fennoskandien und Dänemark.

Hydraecien-Material, das uns in dankenswerter Weise von Museen und Instituten in Helsinki, Prag, München, Berlin zur Untersuchung geliehen wurde, enthielt dagegen neben *micacea* und europäischen *nordstroemi* auch Falter von *petasitis* Doubleday und *amurensis* Staudinger, vor allem aber auch eine Anzahl asiatischer *nordstroemi*, die interessante Genitalbefunde ergaben.

Ich zeige Ihnen hier im Lichtbild zunächst die vier untersuchten Hydraecien-Arten:

1. Am stärksten hebt sich die große, europäisch-westasiatische *petasitis* heraus, deren Raupe in Pestwurz lebt. *Petasitis* ist immer kenntlich an der stumpfen, fast staubig grauen Beschuppung von Körper und Flügeln.

2. In der Größe nähert sich ihr die ostasiatische *amurensis*, die von ihrem Autor Staudinger 1892 als Form von *petasitis* angesehen wurde. Sie steht aber in jeder Beziehung der *micacea* näher und gilt jetzt als gute Art. Lebensweise und Jugendstände sind unbekannt.

3. Am bekanntesten ist die häufige, palaearktisch verbreitete *Hydraecia micacea*. In der Größe und Färbung variiert sie sehr stark. Ihre Raupe lebt bei uns vornehmlich in Ampfer-Arten, zum Beispiel *Rumex acetosa*.

4. Ihr täuschend ähnlich ist die neue *nordstroemi*. Äußerlich deutet nur das Fehlen der Marginalflecke auf der Unterseite beider Flügel auf *nordstroemi* hin. Diese Flecke sind bei *micacea* meist ausgebildet, können aber auch bei ihr gelegentlich fehlen. Die Variabilität von *nordstroemi* ist in Finnland gering, in Asien groß.

Der äußeren Ähnlichkeit entsprechend stimmen auch die Genitalien dieser 4 Hydraecien-Arten in beiden Geschlechtern weitgehend überein. Bei den Männchen ist oftmals kennzeichnend die Stellung und Ausbildung der Harpe, abgesehen von anderen Einzelheiten deren Erörterung hier zu weit führen würde. Besonders gilt der Harpen-Unterschied für *micacea* und *nordstroemi*.

A. Bei *nordstroemi* ragt die Harpe frei, rechtwinklig über den Valvenrand hinaus. Der Cucullus trägt bei europäischen *nordstroemi* keine Corona.

B. Bei *micacea* kreuzt die spitze Harpe den Cucullus, der stets eine Corona zeigt.

C. Bei *amurensis* verläuft die lappig ausgebildete Harpe in ihrem Ansatzteil fast parallel zum Valvenrand.

D. Bei *petasitis* gleicht die Harpe der von *micacea*, doch ist hier der Gesamtbau größer, der Cucullus schwach entwickelt, die Corona fehlt oft.

Gering sind die Unterschiede in der Ausbildung der weiblichen Genitalien. Achten Sie bitte in erster Linie auf die Form der Antevaginalplatte, auch die Lage und Form der sackartigen Erweiterung des proximalen Bursahalses ist wichtig. — Ich zeige Ihnen die Reihe nach eine europäische *nordstroemi*, dann *micacea*, *amurensis* und *petasitis*:

♀-A. *nordstroemi*: Antevaginalplatte besonders groß und breit entwickelt; Bursahals schlank, proximal wenig aufgetrieben.

ERNST URBAHN: Geographische Variabilität von *Hydraecia nordstroemi*, Horke



1

2

3

4a

4b

4c

4d

4e



Falterfotos: 1. *Hydraecia petasitis* Dbld. ♀, Bayr. Oberpfalz. — 2. *Hydraecia amurensis* Stgr. ♂, Japan. — 3. *Hydraecia micacea* Esp. ♂, Deutschland (Darß). — 4a. *Hydraecia nordstroemi* Horke ♀, Finnland. — 4b. *Hydraecia nordstroemi* Horke ♂, Finnland. — 4c. *Hydraecia nordstroemi* Horke ♂, Schweden. — 4d. *Hydraecia nordstroemi* Horke ♀, Ostasien (Suifun). — 4e. *Hydraecia nordstroemi* Horke ♂, Mittelasien (Saichin).

♀-B. *micacea*: der *nordstroemi* ähnlich, aber die Antevaginalplatte nur schmal, mit gewulstetem Außenrand.

♀-C. *amurensis*: Antevaginalplatte wenig breiter, der Bursahals proximal etwas sackartig überhängend.

♀-D. *petasitis*: Antevaginalplatte fast quadratisch; Bursahals kurz und breit, undurchsichtiger chitiniert, proximal etwas aufgetrieben.

Soweit scheint die Beurteilung einfach: es handelt sich hier offenbar um 4 einander nahestehende Arten mit geringen äußeren und inneren Unterschieden. Untersucht man aber nun auch *nordstroemi*-Falter, die nicht aus Nordeuropa, sondern aus Asien stammen, so wird deren Deutung schwierig.

♀-E. Hier sehen Sie das Weibchen-Genitale einer *nordstroemi* aus dem Süd-Uralgebiet. Es unterscheidet sich von allen bisher gezeigten weiblichen Genitalbildungen auf den ersten Blick viel stärker als diese untereinander, durch die auffallende sackartige Erweiterung am proximalen Ende des Bursahalses, die sich im Präparat in dreieckiger Form nach rechts legt. Auch die Hauptbursa ist recht groß und eigenartig vorgewölbt. Aber die breite Anlage der Antevaginalplatte ist wie bei finnischen *nordstroemi*.

Die starken Abweichungen sind um so überraschender, als ja gerade bei den Noctuidenweibchen Genitalunterschiede nur schwach ausgebildet zu sein pflegen und oft kaum eine Arttrennung zulassen, weshalb sie leider bei Neubeschreibungen von Arten vielfach unbeachtet bleiben.

Sehen wir uns deshalb auch die asiatischen *nordstroemi*-Männchen genitaliter an, zum Beispiel ein Stück aus Mittelasien:

♂-E. Im Grundbau des Genitales zum Beispiel in der gestreckten Form, dem langen Vinculum, in der Harpenstellung usw. gleichen sie durchaus den europäischen *nordstroemi*, über das von allen Bearbeitern besonders betonte Merkmal der fehlenden Corona am Cucullus, das auch am leichtesten nachzuprüfen ist, versagt bei den asiatischen Stücken völlig. Bald sind Coronadornen vorhanden, bald nicht, links kann es anders sein als rechts. Auch der Aedoeagus ist meist viel länger als bei den Europäern, der Dorn im Innern ist oft sehr groß, kurz — wir haben bei den Asiaten im Gegensatz zu den konstanten Europäern eine Variabilität der Merkmale, die alles zu verwischen scheint. Auch äußerlich zeigen sich Unterschiede in Färbung, Zeichnung und Größe, während die finnischen Stücke — weniger die schwedischen — sehr einheitlich auszusehen pflegen.

Es erhebt sich nun die Frage: haben wir es bei den asiatischen *nordstroemi* wirklich mit derselben Art zu tun wie in Nordeuropa? — Stellen die zufällig untersuchten Stücke vielleicht ein Artengemisch dar, innerhalb dessen neben echten *nordstroemi* eine weitere Art mit abweichendem Genitalbau vorkommt?

Wollten wir so urteilen, wie es heute innerhalb mancher anderer Falterfamilien üblich geworden ist, zum Beispiel bei Lycaeniden, so würden die erwähnten Unterschiede wohl als voll ausreichend zu einer Artabtrennung angesehen werden, ja vielleicht sogar zu einem neuen Genus führen.

Andererseits kennen wir zum Beispiel durch Jordan bei Schwärmern geographisch bedingte Verschiedenheiten im Genitale, die weit über das hier gezeigte Maß hinausgehen, ohne daß man von verschiedenen Arten spricht.

Welcher Fall liegt bei den Hydraecien vor?

Bei den Schwärmern haben wir ein sicheres Urteil, weil genügend Material vorhanden ist und weil wir über die Lebensweise und die Jugendstadien gut unterrichtet sind.

Auch bei den Rhopaloceren fehlt es meist nicht an Material, wenn auch über das Aussehen und die Lebensweise der Raupen oft wenig bekannt ist, selbst bei Mitteleuropäern. Gerade die Jugendstände aber geben zuweilen viel bessere Anhalte für die Richtigkeit einer Artentrennung als das Genitale allein. Das erleben wir zur Zeit sehr eindrucksvoll bei *Colias hyale* L.-*australis* Verity.

In unserem Falle, bei den Hydraecien, war leider bisher nur wenig Material asiatischer *nordstroemi* zu erhalten, im ganzen lagen uns zur Untersuchung 20 Falter vor, darunter nur 4 Weibchen. Ihnen steht eine große Zahl nordeuropäischer *nordstroemi* gegenüber, die ich in Helsinki in Privat- und Staatssammlungen sah und zum Teil untersuchen konnte. Auch schwedische *nordstroemi* kenne ich aus Stockholmer Sammlungen zahlreich. Alle bis jetzt untersuchten Stücke sind im Genitale sehr einheitlich, anscheinend auch die inzwischen auf Bornholm gefundenen.

Die finnischen *nordstroemi* sind auch äußerlich recht gleichmäßig klein und schwach gefärbt, die schwedischen etwas variabler und kräftiger im Farbton.

Der Raum, über den sich diese nordeuropäischen Populationen erstrecken, ist nicht groß. Er beschränkt sich im wesentlichen auf die küstennahen Teile und Inseln vom südlichen Finnland durch Schweden bis Bornholm. Sehr unterschiedliche Klimate treten hier nicht auf.

Im Gegensatz dazu stammen die asiatischen *nordstroemi* aus einem riesigen Gebiet, das sich vom Südsibirien durch Mittelasien zum Baikalsee und weiter bis zum Ussuri und Suifu durch Ostasien ausdehnt. Die klimatischen Verhältnisse sind in diesen weit auseinanderliegenden Ländern zum Teil sehr verschieden.

Manche der asiatischen Tiere tragen den gleichen Fundortzettel und scheinen auch äußerlich zusammengehörig. Die Falter vom Ural und von Mittelasien sind alle groß und auffallend hell gelblich gefärbt, fast wie die nordamerikanische *Hydraecia immanis* Guenée, deren Genitale aber erheblich abweicht. Die ostasiatischen *nordstroemi* sind viel variabler, zum Teil den Nordeuropäern sehr ähnlich, nähern sich aber auch teilweise den Mittelasiaten.

Ob die untersuchten Weibchen wirklich zu den vom gleichen Fundort stammenden Männchen gehören, läßt sich nicht sicher ermitteln, wenn es auch den Anschein hat. Noch weniger läßt sich nach 4 im Genitale übereinstimmenden, untersuchten Weibchen sagen, ob auf alle asiatischen Weibchen dieser Art das vorhin gezeigte abweichende Genitalmerkmal zutrifft.

Über die Lebensweise und die Jugendstände der asiatischen *nordstroemi* ist nichts bekannt, nicht einmal über die nordeuropäischen, von denen bisher lediglich zwei Puppen auf einer finnischen Schäre zufällig in einem Vogelnest gefunden wurden.

So fehlen uns einstweilen überall sichere Anhaltspunkte für eine klare Entscheidung.

Für das Vorhandensein einer neuen asiatischen Art spricht zwar das verschiedene Aussehen dieser Tiere, ihre trotz der geringen Zahl große Variabilität, die gegenüber den zahlreichen, einander recht gleichen finnischen Faltern auffällt. Sie läßt sich aber durch das riesige Areal, dem diese Asiaten entstammen, und durch die darin herrschenden sehr unterschiedlichen Lebensverhältnisse leicht erklären. — Die stark wechselnde Größe der Falter ist von untergeordneter Bedeutung; sie ist bei allen Innenlebern in hohem Maße abhängig von der jeweiligen Futterpflanze der Raupe. Auch unsere *micacea* kann ja — selbst am gleichen Ort — sehr stark in der Größe variieren.

Für eine neue Art spricht ferner der abweichende Genitalbau der 4 untersuchten weiblichen Asiaten, zumal diese aus ganz verschiedenen Gegenden stammen: Südsibirien—Mittelasien—Ostasien. Auch die männliche Genitalarmatur weicht zum Teil von den Nordeuropäern ab, wie wir sahen, aber eben nur zum Teil und nicht in gleichem Ausmaße mit Übergängen zur echten *nordstroemi*. In ihrem Grundbau stimmen sie alle mit den Nordeuropäern überein.

Ich halte es deshalb für verfrüht, ja für falsch, die in ihrem Habitus oder strukturell abweichenden asiatischen Stücke als neue Art von den echten *nordstroemi* abzutrennen. Es ist zu wenig Material vorhanden, wir wissen zu wenig über die wahre Verbreitung, den Grad der Variabilität und nichts über die Jugendstände und ihre Lebensweise. Es genügt meiner Ansicht nach vollkommen, einstweilen anzunehmen, daß bei *nordstroemi* in

Genitalbau ein Fall von geographischer Variabilität vorliegt, wie er bei Arten mit so ausgedehnter Verbreitung öfter vorkommt. Sollte einmal mehr Material aus Asien unterbracht sein, sollte sich vielleicht auch etwas über die Biologie von *nordstroemi* herausbringen lassen, so wird diese Frage endgültig geklärt werden können. Vorerst möchte ich alle untersuchten Stücke als echte *nordstroemi* auffassen und die Nomenklatur nicht mit einem neuen Namen belasten, der sich vielleicht später doch nur als Synonym und unhaltbar erweist.

LITERATUR

GROTFELT, P. & HACKMAN, W. 1953. *Hydroecia nordstroemi* Horke found in Finland. Notulae Entomologicae XXXIII, S. 82/84. — HOLST, P. 1957: To nye danske sommerfugle: *Hydroecia nordstroemi* Horke og *Perizoma hydrata* Tr. Entomologiske Meddelelser XXVIII, S. 145—150. — HORKE, A. 1952: *Hydroecia nordstroemi* n. sp. (Lepid. Noctuidae). Entomologisk Tidskrift 73. S. 13—15. — URBACH, E. 1958: Kommt in Deutschland *Hydraecia nordstroemi* Horke vor? (Lep.) Ent. Z. 68. Jg., Nr. 1, S. 1—3. — URBACH, E. 1958: Ergänzung zur *Hydraecia nordstroemi*-Frage. (Lep.) Ent. Z. 68. Jg., Nr. 13, S. 151/52.

PRELIMINARY GENERIC CLASSIFICATION OF THE FAMILY PAPILIONIDAE

KENT H. WILSON

Department of Entomology; University of Kansas; Lawrence, Kansas; USA

Because of their beauty, this family of about 530 species received early interest in the history of taxonomy and was worked on by many amateur, but too few professional, entomologists. The result was a classification burdened with an over abundance of names based mainly on maculation; i.e., color and/or pattern.

By using characters, other than maculation, it can be shown that several groups were lumped together, which in reality should have been separated into different genera.

The family Papilionidae primarily consists of three subfamilies: Baroniinae, Parnassiinae, and Papilioninae. The Baroniinae is monotypic from Guerrero, Mexico. Its several unique characters produce a well defined genus and subfamily. The genera of the Parnassiinae are divided into two tribes: Parnassini and Zerynthiini. The genera of these two tribes have been well determined and agreed upon, except for the genus *Parnassius* which has been divided into several genera by several authors. The Papilioninae has been the main source of trouble, containing the old polyphyletic genus *Papilio* (*sensu lato*). The proposed classification within this subfamily has been based on as many characters as feasible, including not only external morphology and maculation of the imago but also the immature stages where they are available for study.

THE CORRELATION BETWEEN HABITS AND STRUCTURE IN CERTAIN MICROLEPIDOPTERA

J. F. G. CLARKE, Washington

Manuskript nicht eingelangt

ZUM AUFSTELLEN DER INFRASPEZIFISCHEN KATEGORIEN BEI LEPIDOPTEREN

Š. SUŠEC-MICHIELI, Ljubljana

Manuskript nicht eingelangt

LA INDIVIDUALIZACION DEL VIII Y IX UROESTERNITOS EN LAS ♀♀ DE ORGYIA GONOSTIGMA (L.) Y O. AUROLIM- BATA GN., Y DE LOS MISMOS UROESCLERITOS EN LA DE LYMANTRIA MONACHA (L.) (Lep. Lymantriidae)

R. AGENJO

(Instituto Español de Entomología, de Madrid)

Los ♂♂ de los lepidópteros presentan diez segmentos abdominales, de los que los ocho primeros son viscerales y de ordinario bastante típicos, mientras los dos restantes — genitales — se modifican y dan origen al aparato copulador masculino o andropigio.

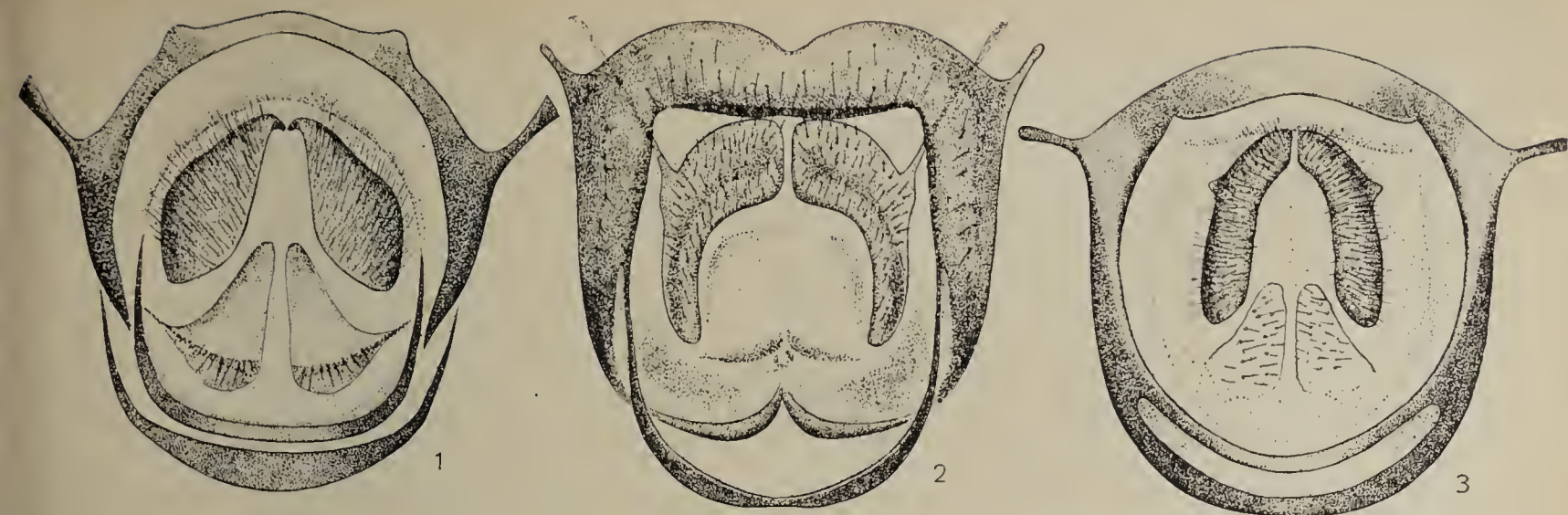
En las ♀♀ — salvo las de los *Micropterygidae* que conservan igualmente diez uritos — solo se aprecian por lo común siete segmentos viscerales.

La teoría mas extendida para explicar este hecho, es la de que existiría una fusión entre los uroescleritos IX y X. No obstante, las investigaciones de Le Cerf parecían probar que la reduccion se hacía por la reunión de los segmentos VII y VIII, y durante mucho tiempo yo he participado tambien de esta opinión.

Sin embargo, al estudiar detenidamente los ginopigios de las *Orgyia* ibéricas, para redactar mi « Monografía de las especies españolas de la familia *Lymantriidae* Hampson, 1892, con especial referencia a las de interés forestal » (Graellsia, Madrid, t. XV, 143 páginas, ocho láminas en negro y tres en color, 1957) me dí cuenta de que tenía ante mis ojos el viviente tránsito de la individualización de los uroesternitos VIII y IX en las *Orgyia gonostigma* (L.) (Fig. 1) y *O. aurolimbata* Gn., (Fig. 2), a su fusión, dejando una ancha y corta abertura entre ellos en *trigotephras* B., (Fig. 3), que se estrecha mucho y alarga algo en *antiqua* (L.) (Fig. 4), con lo que el esternito VIII + IX recuerda en gran manera a la forma que se aprecia en la abertura genital secundaria u ostium bursae de las *Adscita subsolana* (Stgr.), *tenuicornis* (Z.) y *jordani* (Nauf.).

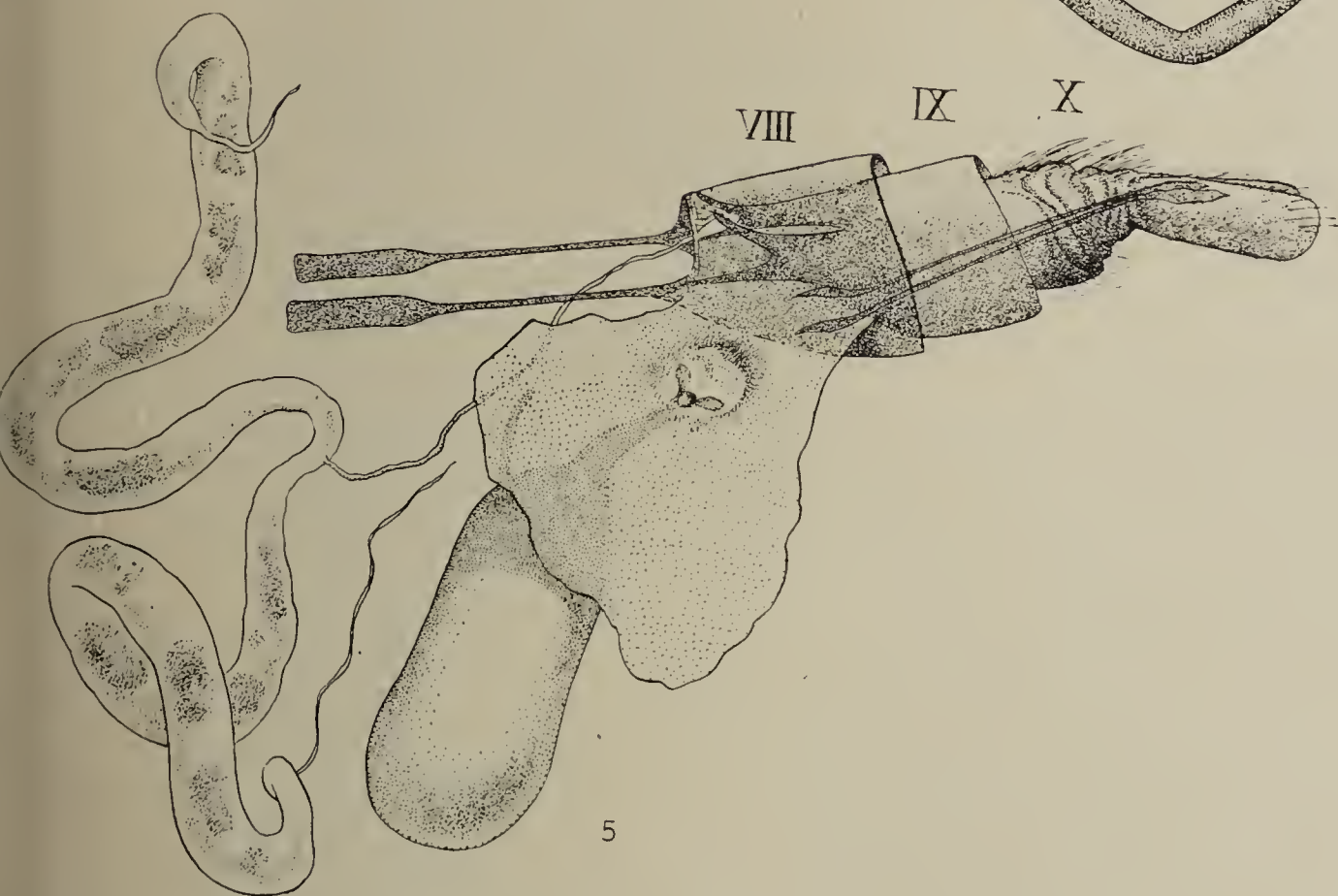
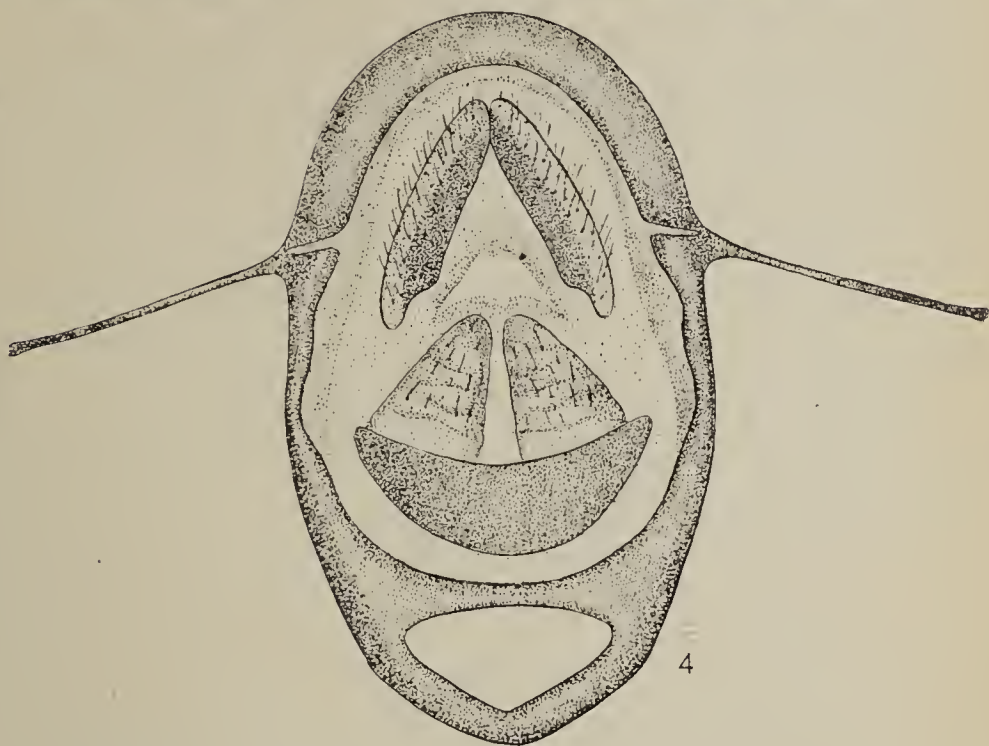
En *Lymantria monacha* (L.) la individualización de los uroescleritos y posibles segmentos VIII, IX y X es completa y únicamente las apófisis anteriores son las mismas para los dos primeros, si bien están bifurcadas, con las ramas superiores mucho mas cortas y a parecer destinadas a la inserción de los músculos accionadores del IX, mientras que las mas largas e inferiores corresponderían al VIII.

No cabe duda por lo tanto que las ♀♀ de los citados *Lymantriidae* nos proporcionan las pruebas de la independización, tránsito y fusión, segun las especies, del VIII y IX uroesternitos y en su caso uroescleritos. Es posible que en estos casos se trate del desaparecido segmento que, salvo en *Micropterygidae*, falta de ordinario entre los viscerales de las ♀♀ de los lepidópteros, aunque yo no me atreva a sostenerlo, ya que no he hecho los oportunos estudios de la musculatura. Fuera de mi órbita sistemática brindo a los embriólogos un tema que reputo muy interesante.



Figs. 1—5 Ginopigios de:

Fig. 1. *Orgyia gonostigma* (L.), Bilbao (Vizcaya). — Fig. 2. *Orgyia aurolimbata* Gn., El Escorial (Madrid). — Fig. 3. *Orgyia trigotephras* B; Madrid. — Fig. 4. *Orgyia antiqua* (L.), San Ildefonso (Segovia). — Fig. 5. *Lymantria monacha neirai* Agjo, La Florida (Santander), — visto de lado y en el que se aprecia bien la independencia de los uroescleritos VIII, IX y X, excepcional en las ♀♀ de los lepidópteros. Tan importante peculiaridad morfológica, puesta ahora de manifiesto, que no se observa en *dispar* (L.) obligará seguramente a aislar a esta última especie en un género distinto (X 7).



Debería, basándose en los datos aportados, llegarse a la conclusión de que la falta ordinaria de un segmento visceral en las ♀♀ de los lepidópteros se explicaría por la fusión del VIII y el IX? Aunque se probase que se trataba de un verdadero segmento no parece que ésta no sería siempre la explicación correcta. Pero si creo que ya no se puede admitir para todos los casos, que la carencia de un uroesclerito en este sexo se deba

a la fusión del IX y el X. Hay que aceptar también que en otras ocasiones puede estar motivada por la reunión del VII y el VIII, o atrofia de este último, y así mismo según los datos que he presentado ahora, por la unión del VIII y el IX.

La existencia en la ♀ de *Lymantria monacha* (L.) de los escleritos — y posibles segmentos — VIII, IX y X individualizados, mientras en *dispar* (L.) el VIII y el IX se encuentran fusionados, me parece un carácter muy importante que podría motivar, junto con otras peculiaridades morfológicas, el aislamiento de *monacha* en el género *Lymantria*, en tanto a *dispar* habría que clasificarlo en otro distinto. Si fuera necesario obrar así, lo ideal sería poder utilizar el nombre de *Liparis* Ochsenheimer, 1810 (Schmett. Eur., III, p. 186, tipo citado por Boisduval en 1836), ya que dicha palabra es muy familiar a todos por haberse usado mucho para designar a la familia y antiguo género *Lymantria* Huebner, 1818. Por desgracia *Liparis* O., 1810 está preocupado por *Liparis* Scopoli, 1777 (Int. Hist. Nat., p. 453) género de *Piscis Teleostea*, y por *Liparis* Bose, 1802 (Hist. Crust., I, p. 79) *Crustacea Stomostracea*. Habría por lo tanto que utilizar para dicho menester a *Porthetria* Huebner, 1819 (Verz. bekannt. Schmett., p. 160) tipo *dispar*, citado por Kirby en 1892 (Cat. Lep. Heter., p. 475). Sin embargo, no me atrevo todavía a proponer dicha separación hasta que se investiguen las genitales femeninas de las ciento cuarenta y dos especies — aparte las españolas ya estudiadas — que actualmente se incluyen en *Lymantria*, ya que podría ocurrir que como sucede en *Orgyia*, sus ginopigios presentasen transiciones en lo que respecta a la individualización o fusión de los VIII y IX esternitos, lo que impediría allí también esgrimir estos caracteres en apoyo de una separación genérica.

UN NUEVO MESOPHLEPS (HB., 1818) ESPAÑOL (Lep. Gelechid.)

R. AGENJO

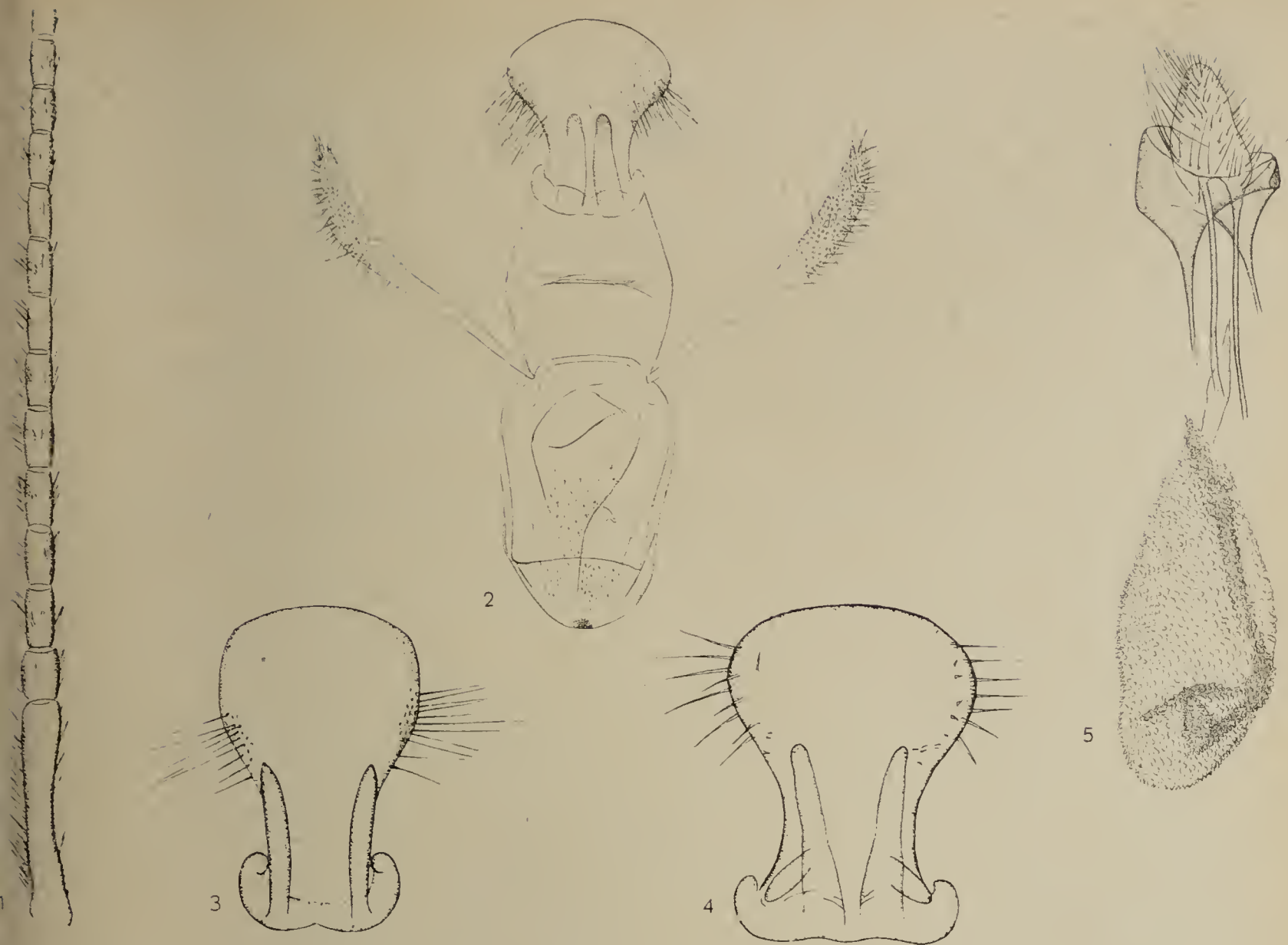
(Instituto Español de Entomología, de Madrid)

Cazando a la luz desde la Estación de Ensayos del Instituto Español de Entomología, situada a 1481 m. de altitud, en la ladera meridional de la Sierra de Guadarrama, término de Cercedilla, provincia de Madrid, durante el mes de julio y primeros días de agosto de 1957 y hasta el 19 de este último mes en el año 1958 capturé ocho ejemplares de una especie de *Mesophleps* Huebner, 1818, que describo a continuación.

Mesophleps lala nov. spec.

Holotipo ♂ de Cercedilla, a 1481 m., provincia de Madrid, España; Alotipo ♀ adelfotípica (Instituto Español de Entomología).

Cabeza mas ancha que larga; por encima cubierta de pelos y escamas de color arenoso, aplastados de atrás a adelante y sobre la frente, salvo en el occipucio donde se mantienen erectos. Antenas setáceas, amarillentas, anilladas de castaño, con el escapo (Fig. 1) torcido y tan largo como los otros cuatro artejos siguientes reunidos. Palpos labiales ofreciendo el 1^{er} artejo pequeño, el 2^o grande y visto de lado subtriangular; ambos de color negro, pero el último con algunas escamillas amarillentas aisladas, poco destacadas y pelos mas abundantes de igual tonalidad sobre el lado superior, especialmente cerca de su base; el 3^{er} artejo muy pequeño, delgado y cónico en relación al 2^o, se inserta en la ex-



extremidad de la cara de arriba de este último y está levantado, implantándose ligeramente oblicuo hacia adelante respecto de la cara superior de aquel. Lengua fina y moderadamente larga, no llegando al borde distal de las caderas y protegida por delante mediante un mechón de escamas negras.

Tórax amarillento-crema pálido, lo mismo que las tégulas. Patas vistas por encima del citado color aunque algo mas pálidas, pero por debajo mas o menos espolvoreadas de moreno-negruzco; las anteriores provistas de epífisis tibial; las intermedias con un par de espolones apicales; las posteriores además de este poseen otro de medianos, y tanto en aquellas como en estas los externos son siempre mas cortos que los internos, pero además dichas tibias metatorácicas están revestidas de largos pelos tanto en su borde anterior como en el posterior, sobre todo en el primero. Hay espinas en la terminación de los cinco artejos de cada pata así como dos uñas al final del último.

Envergadura de 16 a 19 mm. Alas anteriores alargadas, con el ápice puntiagudo y las posteriores subcuadradas, aunque presentan el tercio superior externo mas saliente y agudo, es decir según el modelo clásico del género *Mesophleps*. La nueva especie se parece mas en cuanto a coloración a *corsicella* H. S., que a *silacella* (Hb.) que resulta mas amarillenta. Pero de la primera se separa tambien en seguida, por la envergadura, que es mayor, en tanto en aquella no pasa de los 13—14 milímetros. Al ojo desnudo la tonalidad del anverso de las alas anteriores se muestra como en *corsicella*, o tal vez un poco menos clara, es decir amarillenta como el tórax, pero vista al binocular es mas arenosa, con las escamas castañas de la *costa* recordando a las de dicha especie y está adornada en la línea media, de las tres manchitas clásicas; tal vez diverja de *corsicella* por no presentar nunca la línea de puntos terminales.

Anverso de las posteriores y reverso de todas las alas moreno uniforme, con las fimbrias de aquellas, largas.

Andropigio (Fig. 2). Del mismo tipo que los de *silacella* (Fig. 3) y *corsicella* (Fig. 4), pero mas parecido al de esta última, con el que le comparo. De mayor tamaño. El *uncus* tambien espatulado muestra mayor dilatación y su borde distal es mas saliente. *Tegumen* menos corto y un poco mas ancho, con los bordes laterales menos convexos. La principal diferencia entre ambos aparatos estriba en los dos procesos subcónicos de la porción ventral del *gnathos*, que son mas largos y están mucho mas próximos entre si en la nueva especie, que en *corsicella*. Las valvas y el *vinculum* son muy semejantes, aunque tambien presentan mayor tamaño en la que ahora describo. El *aedeagus* de robustez superior en esta, se ofrece mas dilatado sobre todo en la porción distal.

♀. Semejante al ♂, pero probablemente con una envergadura media inferior, ya que los dos únicos ejemplares conocidos hasta ahora de esta especie solo tienen 16 mm., de punta a punta de las alas.

Ginopigio (Fig. 5). El *ostium bursae* se origina en cierto resalte mas quitinizado del IX (+ VIII) esternito que ofrece una corta punta dirigida hacia atrás. *Ductus bursae* tubular y membranoso, muy fino y sin ningún accidente singular. *Bursa copulatrix* piriforme, con el eje mas largo sobrepasando algo la longitud del *ductus*, cubierta de diminutas espículas a modo de pliegues y con una *laminae dentatae* muy peculiar, alargada y al final ramificada.

Holotipo ♂ cogido a la luz en la Estación de Ensayos del Instituto Español de Entomología, a 1481 m., en Cercedilla, provincia de Madrid, VII-1957 (R. Agenjo leg.). Alotipo ♀, adelfotípica. Paratiposy seis individuos, de los que tres ♂ y una ♀ son tambien adelfotípicos, y los dos restantes ♂♂, los capturé en el mismo sitio en agosto de 1958. Todos ellos en la colección de Lepidópteros de España del Instituto Español de Entomología, de Madrid.

Probablemente la oruga de este nuevo *Mesophleps* vive, lo mismo que la de *corsicella* sobre *Cistus salviefolius* L., y *aurifolius* L.

Dedico la especie a la Ilma Sra Dña Lala de Oñate de Morales en testimonio de gratitud por su ayuda proporcionándome información bibliográfica.

SEKTION Id

DIPTERA

NEUE ANGABEN ÜBER DAS SYSTEM DER DIPTEREN

B. B. ROHDENDORF

Bevor ich mit der Darlegung des Hauptinhaltes meines Referates beginne, möchte ich Sie an die klassischen Untersuchungen von zwei österreichischen Entomologen — J. Schiner und F. Brauer — erinnern. Die Feststellung bedeutet keine Übertreibung, daß auf Grund der Arbeiten von diesen zwei Gelehrten, die die Unterteilung der Dipteren in Unterordnungen vorgeschlagen haben, die gegenwärtigen Vorstellungen von dem großen System der Ordnung entstanden sind. Mitte des vorigen Jahrhunderts hat Schiner in seiner klassischen Monographie „Fauna Austriaca“ die Unterteilung der Dipteren in Nematocera und Brachycera konsequent angewandt. Am Ende des letzten Jahrhunderts hat sich mit den Fragen des Ordnungssystems der bekannte Wiener Entomologe Friedrich Brauer speziell befaßt. Seine weit verbreitete Unterteilung der Zweiflügler in Orthorrhapha und Cyclorrhapha, die auf den Eigentümlichkeiten der Larvenentwicklung beruht, war unbestritten ein großer wissenschaftlicher Erfolg, der unsere Kenntnisse von dem System der Dipteren bedeutend erweitert hatte. Die z. Z. sehr verbreitete Unterteilung der Ordnung in drei sekundäre Gruppierungen, drei Unterordnungen, ist eben auf den Schlußfolgerungen von Schiner und Brauer aufgebaut. In diesem Zusammenhang möchte ich die große Bedeutung der gesamten Arbeit der Sektion Diptera unseres Kongresses bei der Besprechung der Fragen des Zweiflügler-Systems gerade hier in Wien betonen. Ich halte es für eine große Ehre, die Möglichkeit zu haben, über die Fragen des Dipteren-Systems in der Stadt, wo Schiner und Brauer gearbeitet hatten, zu sprechen.

Indem man die Wesenszüge der Dipteren untersucht, die als Grundlage für die Unterteilung der Zweiflügler-Ordnung in die Unterordnungen von Schiner und Brauer dienten, ist vor allem das Anpassungsvermögen der Dipteren-Ordnung zu betonen. Die Oligomerie der Antennen (die Gliederverschmelzung und -verkürzung) ist mit der aerodynamischen Hervollkommnung des Körpers und der Konzentration des Nervensystems und der Sinnesorgane verbunden. Die Entwicklung des Pupariums (Entwicklungshemmung der Häutung der reifen Larve und die Umwandlung deren Kutikula in eine dichte Hülle als Puppe) ist als eine äußerst nützliche Schutzadaptivität der Puppe zu betrachten. Die Anwendung dieser Charakterzüge bei der Beleuchtung des Systems hat es Schiner und insbesondere Brauer ermöglicht, die großen sekundären Unterteilungen der Ordnung abzusondern: durch die biologische Bedeutung derselben läßt sich der Erfolg der vorgeschlagenen Klassifikation erklären.

Eine genauere Untersuchung der Oligomerie der Antennen und der Entwicklung des Pupariums aber zeigt, daß diese Prozesse in einer Reihe von Gruppen der Ordnung unabhängig voneinander erfolgten, indem sie entsprechende adaptive Richtungen der historischen Entwicklung in verschiedenen phylogenetischen Stämmen widerspiegeln. Es läßt sich mit voller Bestimmtheit sagen, daß die „Brachycerie“ bei verschiedenen Vertretern der Nematocera entstanden war, so z. B. bei einigen *Scatopsidea* und *Fungivoridea*. Das Puparium

war ebenfalls bei vielen Orthorrhapha entstanden, z. B. bei den *Itonididea* und *Stratiomidae*. Diese Ausnahmen weisen deutlich auf die begrenzte Bedeutung dieser Merkmale der Antennenstruktur und der Entwicklung für die systematische Einteilung der Ordnung Diptera in Unterordnungen hin. Wenn die Gruppe der Cyclorrhapha von Brauer tatsächlich eine reale Gruppierung ist, so läßt sich dasselbe auf die Orthorrhapha-Gruppe, die zweifellos eine künstliche Gruppe ist, nicht behaupten. Die unbestreitbare Ungleichartigkeit der sogenannten „Unterordnungen“ (Nematocera, Brachycera und Orthorrhapha) läßt die Unterteilung der Ordnung Diptera in Unterordnungen bezweifeln. Es entsteht in dieser Beziehung die Frage, ob die genannten Unterordnungen tatsächlich existieren oder nur künstliche Kategorien sind.

Im Zusammenhang mit diesem Problem ist eine besondere Aufmerksamkeit dem bemerkenswerten Insekt *Nymphomyia alba* Tokunaga, das in den Bergbächen Japans entdeckt wurde, zu schenken. Die eingehenden Untersuchungen von Tokunaga (1932—1936) haben sehr wesentliche Eigenartigkeiten dieser Zweiflügler im Vergleich mit anderen Vertretern der Ordnung gezeigt.

Das betrifft in erster Linie den eigenartigen Prognathismus der Puppen, deren Mundwerkzeuge längs der Körperachse gerichtet sind, während diese bei anderen, unbestreitbar opisthognathischen Zweiflügler-Puppen (und auch bei den meisten anderen *Mecopteroidea*) auf der ventralen Körperseite gelegen sind.

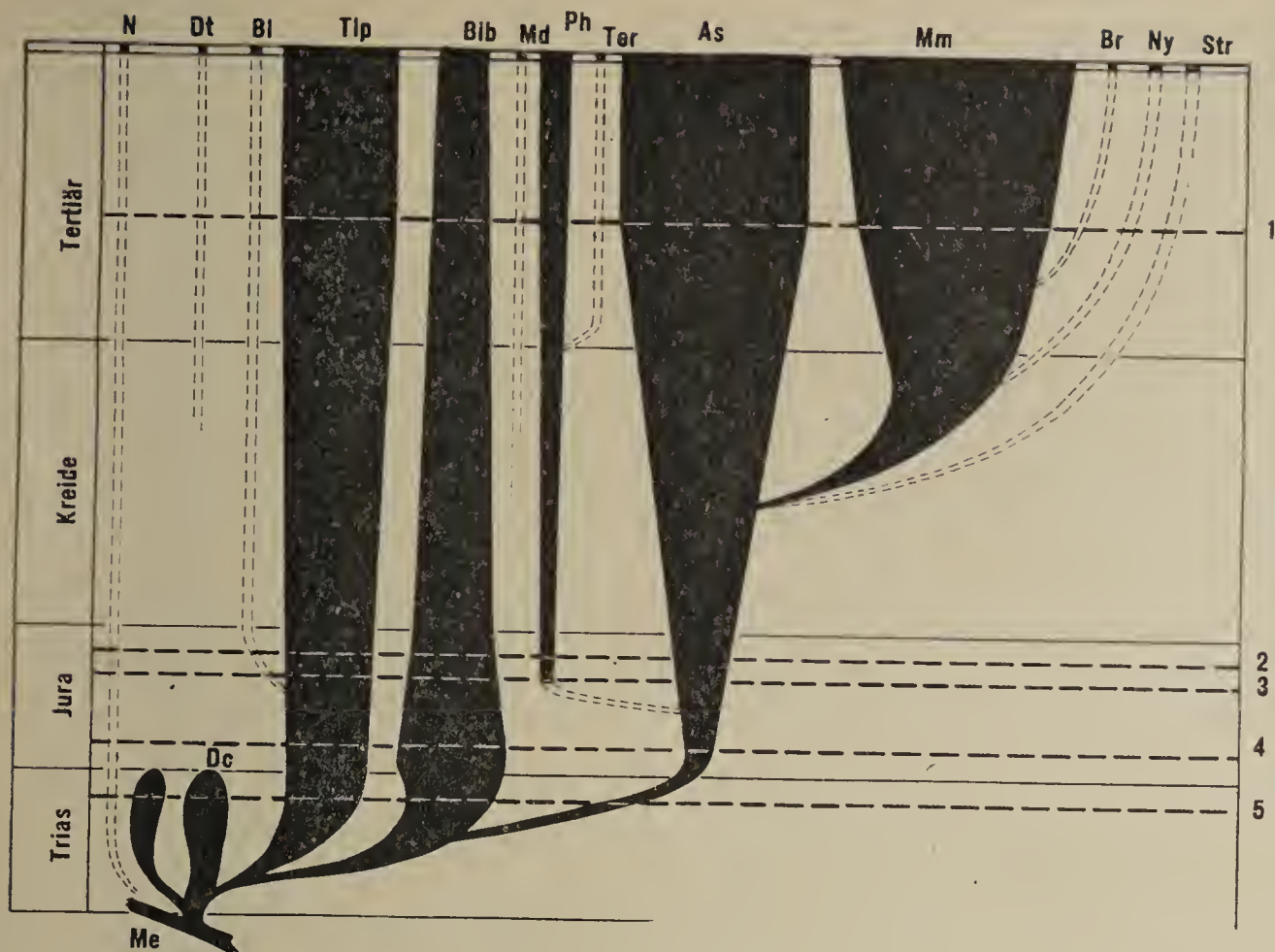
Das zweite eigenartige Charakteristikum ist die starke Entwicklung des sehr großen zweigeteilten Mesothorax, dessen hintere Hälfte dem Metathorax ähnelt. Letzten Endes ist die verlängerte ovale Form der Puppenflügel und die zweigliedrigen Schenkel dieses Insektes kennzeichnend. Alle diese erwähnten Wesenszüge sondern die *Nymphomyiidae* von allen anderen Zweiflüglern ab.

Es ist hinzuzufügen, daß die in obertriadischen Ablagerungen Mittelasiens entdeckten *Dictyodipteridae*, die bisher nur nach ihren Flügeln bekannt sind, eine große Ähnlichkeit in der Flügelform mit den Flügeln der Puppe von *Nymphomyia* aufweisen. Ich halte es für möglich, die gegenwärtigen *Nymphomyiidae* mit den triadischen *Dictyodipteridae* in eine besondere Unterordnung der *Archidiptera* zu vereinigen und diese letztgenannte den gegenwärtigen Zweiflüglern der Unterordnung *Eudiptera* entgegenzustellen. Die Tiefe der Unterschiede dieser zwei Gruppen ist so groß und entspricht vollkommen dem Rang eines so hohen Taxons wie einer Unterordnung.

Aus dem Gesagten folgt, daß alle gegenwärtigen Zweiflügler außer den *Nymphomyiidae* zu einer Unterordnung zugerechnet werden können. Es wäre richtig, für die Taxa eines niedrigeren Ranges die Kategorie der Infraordnung anzuwenden (analog der bereits angewandten Bezeichnung der Taxa in der Systematik anderer Tiere, z. B. der *Mammalia*). Derartige Infraordnungen wurden bereits von mehreren Forschern entworfen (z. B. von Hennig, 1948—1952) und lassen sich leicht durch phylogenetisch-palaeontologisches Material bekräftigen.

Wenn man sich wieder an die älteste, obertriadische Fauna wendet, so lassen sich hier außer den *Archidiptera* (*Dictyodipteridae*) noch zwei deutlich abgesonderte Gruppierungen, die Infraordnungen *Tipulomorpha* und *Bibionomorpha*, nachweisen. Es wäre natürlich, diese zwei Infraordnungen für anzestrale Ausgangsgruppen zu halten, die als Quelle für die Entstehung aller anderen Zweiflügler dienten. Die wesentlichen Eigentümlichkeiten der erwähnten Gruppen ermöglichen es, diese auch auf Grund eines unvollständigen palaeontologischen Materials, praktisch nur nach der Flügeladerung, zu erkennen.

Durch die Untersuchung der Eigentümlichkeiten der gegenwärtigen Vertreter der Infraordnungen *Tipulomorpha* und *Bibionomorpha* und der charakteristischen Züge ihrer Körperstruktur, wird die Möglichkeit gegeben, auch die Richtungen der historischen Ent-



Schema der phylogenetischen Beziehungen der Infraordnungen der Dipteren

Entsprechend der geologischen Zeitrubrik sind die Faunen durch fette, gestrichelte Linien ange-
deutet: 1 – baltischer Bernstein; 2 – oberjurassische Fauna von Europa; 3 – oberjurassische Fauna
von Karatau; 4 – liassische Fauna von Europa; 5 – triadische Fauna von Mittelasien.

Abkürzungen: As – *Asilomorpha*; Bl – *Blephariceromorpha*; Bib – *Bibionomorpha*; Br – *Braulomorpha*; Dc – *Dictyodipteridae*; Dt – *Deuterophlebiomorpha*; Me – *Mecoptera*; Md – *Musidoromorpha*; Mn – *Myiomorpha*; N – *Nymphomyiidae*; Ny – *Nycteribioromorpha*; Ph – *Phoromorpha*; Str – *Streblo-
morpha*; Ter – *Termitoxenioromorpha*; Tip – *Tipulomorpha*.

Die Entwicklung der erwähnten Infraordnungen festzustellen. Die Absonderung dieser Gruppen
ging unter verschiedenen Bedingungen vor sich. Die Entwicklung der Larven, die nur
mittels der Hinterstigmen atmen und im Wasser leben, neben den unwesentlichen Verände-
rungen der Flügelorgane, war für die primären *Tipulomorpha* kennzeichnend. Die Ent-
wicklung des Schnellfluges (mit einer größeren Schwingungsgeschwindigkeit, der Flügel-
verkürzung und der Veränderung der Flügeläderung) neben der unwesentlichen Ver-
änderung der Landlarven war für die primären *Bibionomorpha* charakteristisch.

Die weitere Geschichte der *Tipulomorpha*, mit anderen Worten der „Wasser-Dipteren-
gruppe“ verlief in der Richtung der Vervollkommnung der Atmung der verschiedenartige
Wasserstandorte bewohnenden Larven. Die geflügelten Insekten blieben wahrscheinlich
Wassertiere und haben früh das Blutsaugen an anderen Tieren, besonders Wirbeltieren,
angenommen oder wurden zu Aphagen, indem sie ihre Fähigkeit zur Nahrungsaufnahme
verloren. Alle erwähnten Prozesse haben zur Formierung von gut bekannten Gruppen,
wie die Überfamilien *Tipulidea*, *Culicidea*, *Tendipedidea* und einigen anderen, geführt.

Die Geschichte der Land-Dipteren oder *Bibionomorpha* verlief in der Richtung der
Vervollkommnung der Lokomotion der geflügelten Insekten und der Larvennahrung auf
verschiedenen Nährsubstraten (dem Boden und den Pflanzenstoffen). Die Nahrungsauf-
nahme der geflügelten Insekten wurde nur wenig vervollkommnet und führte oft zur
Phagie. In der Geschichte der *Bibionomorpha* gingen verschiedene Vervollkommnungs-
prozesse vor sich, die oft von der Verminderung der Körpergröße des Insektes begleitet
wurden, was die Struktur deren Flügelorgane, und zwar die Verminderung der Flügel-

größe und des Geäders, bestimmte. Die Verkleinerung oder die Vergrößerung des Körpers entstand infolge dieser oder jener Existenzbedingungen in einem begrenzten Existenzmilieu, besonderen Nahrungssubstraten und diesen oder jenen Temperaturbedingungen: die absoluten Ausmaße haben sich als wichtigste, die Struktur der Insektenflügel bestimmende Faktoren erwiesen, was im allgemeinen für die Insekten kennzeichnend ist.

In der Evolution der meisten Überfamilien der *Bibionomorpha* gingen Prozesse der Verkleinerung des Körpers vor sich, die zur Reduktion der Flügeläderung bei einer vervollkommnung der Flügeleigenschaften beitrugen (*Fungivoridea*, *Itonididea*, *Scatopsidea*). Nur bei wenigen Gruppen ließ sich keine Verminderung der Insektengröße nachweisen; in diesen Gruppen wurde auch die Flügeläderung nicht reduziert, das sind die *Bibionidea* und insbesondere die primären *Phryneidea*, die als Quelle zur Entstehung der neuen wichtigen Infraordnung dienten.

Das Entstehen der ersten *Asilomorpha*, das bei der Zunahme der gesamten Körpergröße und der Entwicklung der Larven und der imaginalen Räuberei vor sich ging, wurde durch eine erhebliche Verbesserung der Nerven- und Sinnesorgane (deren Konzentration) und der Körperverschmälerung, dessen Oligomerisation, erreicht.

Diese Etappe in der Geschichte der Dipteren war äußerst wichtig. In ihr entstanden die ersten Fliegen mit einem kräftigen Flug, einem kurzen Kopf und Körper. Ferner entwickelten sich zwei ähnliche Überfamilien, die *Tabanidea* und *Stratiomididea* (am Anfang der Jurazeit), ab Ende Jura sind auch die echten *Asilidea* bekannt. Andere Überfamilien, wie die *Bombyliidea* und *Empididea* sind wahrscheinlich am Anfang der Kreidezeit entstanden.

Am wichtigsten ist die Entwicklungsrichtung der letztgenannten Gruppe, und zwar die der *Empididea*, die als Basis für die besonders progressive Zweiflügler-Gruppe, der Infraordnung *Myiomorpha*, diente. Bei der Entstehung der *Empididea* wurden die Vergrößerungsprozesse des Körpers, die so kennzeichnend für die gesamte Infraordnung der *Asilomorpha* waren, verlangsamt. Es ist anzunehmen, daß die Larvennahrung und -verdauung dabei vollkommener wurde. Das Flügelgeäder begann sich dabei zu spezialisieren und zu reduzieren.

Aus den bisher noch nicht genügend untersuchten *Empididea* entstanden durch die Vervollkommnung der Larvenentwicklung und der imaginalen Körperstruktur (Vereinfachung der Mundwerkzeuge, Entwicklung des Pupariums) und der Verbesserung der Flugfähigkeit (Entwicklung der spezialisierten Flügel) die primären *Myiomorpha*. Diese neuen Dipteren stehen durch ihre Struktur den gegenwärtigen *Clythiidea* am nächsten. Die Entstehungsbedingungen der *Myiomorpha* waren von denen der Ausgangsgruppe, der *Empididea*, stark unterschiedlich. Die Körpergröße nahm wieder zu (was zur Flügelvergrößerung und dem Beibehalten einer verhältnismäßig dichten Flügeläderung führte). Als besonders wichtig hat sich die Entwicklung des Pupariums, des so nützlichen Schutzorgans, erwiesen, das die Möglichkeit zuließ, unter den Bedingungen geringerer Feuchtigkeit zu existieren.

Die weitere Geschichte der *Myiomorpha* hatte im Laufe der langen Kreidezeit eine sehr komplizierte Entwicklung durchgemacht und zur Formulierung von zwei Überfamilien, den *Syrphidea* und *Conopidea* (oder *Acalyptrata*, *Holometopa*) geführt. Für die primäre *Syrphidea* war anscheinend die Verbindung mit dem Wasser, in dem die Larven existierte, und eine intensive Vergrößerung der Ausmaße bei der Entwicklung des Zugfluges und der langen Flügel ausschlaggebend. Für die primären *Conopidea* war die Entwicklung der Verbindungen mit den Pflanzen, die Verminderung der Körpergröße und in diesem Zusammenhang auch dem Flügelgeäder ausschlaggebend. Gleichzeitig ist auch die dritte wichtige Überfamilie der *Myiomorpha*, und zwar die *Muscidea* entstanden: für diese war die Entwicklung des Zugfluges, die Steigerung der Körpergröße (der Umstand, der

ermöglichte, das verhältnismäßig dichte Flügelgeäder beizubehalten) und die Entwicklung der Verbindungen mit verschiedenen Faulstoffen, der Schizophagie, kennzeichnend. Die weitere Entwicklung der wichtigsten Überfamilien der *Myiomorpha* hatte zur äußerst großen Mannigfaltigkeit geführt.

In meinem kurzen Referat habe ich bewußt sehr viele Gruppen, sowohl die Überfamilien als auch einige Infraordnungen nicht erwähnt, indem ich nur über wichtige, besonders verbreitete Gruppen gesprochen habe.

Die Untersuchung der Eigentümlichkeiten in der Evolution verschiedener Dipteren hat gezeigt, daß diese Prozesse vornehmlich in der Richtung der Vervollkommnung der Entwicklungsphasen und der Adaptivität zur Existenz von verschiedenen Wesen unter verschiedenen Bedingungen führten. Eine wichtige Richtung der Evolution war die Vervollkommnung der Bewegungen von geflügelten Insekten, in erster Linie deren Fluges, neben der Konzentration der Nerven- und Sinnesorgane. Alle erwähnten Züge kennzeichnen die historische Entwicklung der gesamten Ordnung.

Am Schluß der allgemeinen Übersicht der Richtungen in der Evolution der Hauptgruppen der Dipterea wäre es notwendig, die wichtigsten Ergebnisse der in der letzten Zeit auf dem Gebiete des Ordnungsystems durchgeführten Arbeiten zu erwähnen. Die meisten Untersuchungen wurden der Hauptaufgabe, und zwar der Beleuchtung des faunistischen Bestandes der Dipteren des Erdterritoriums gewidmet, der bisher noch nicht im genügenden Maße untersucht wurde. Eine eingehende Analyse der Erfolge auf dem Gebiet der faunistischen Arbeit aber gehört nicht zu meinen Aufgaben.

Ich möchte nur ganz kurz die wichtigsten Untersuchungen auf dem Gebiete des Studiums des Dipteren-systems erwähnen. Mit der gesamten Ordnung im Ganzen haben sich nur wenige Forscher befaßt, darunter sind in erster Linie die Arbeiten von W. Hennig, insbesondere seine Monographie über die Dipterenlarven (1948—1952), zu erwähnen, in der das begründete Schema der großen Taxa des Ordnungsystems vorgeschlagen wird. Die allgemeinen Grundsätze von Hennig, und zwar die Analyse der morphologischen Strukturen (die Plesiomorphie und Apomorphie) und insbesondere das Studium der Erscheinungen der Divergenz in der Phylogenie und die Unterscheidung der sogenannten „Schwestergruppen“ ist unbestritten ein großer Erfolg der systematischen Analyse. Das unbedingte Vorhandensein der Ergebnisse jedes einzelnen Divergenzprozesses von eben zwei Gruppen der Nachkommen hat eine äußerst wichtige Bedeutung und spiegelt die Realität des vorsichgegangenen Prozesses der historischen Entwicklung wider. Diese Schlußfolgerung von Hennig ist von großer allgemeiner Bedeutung.

In den Fragen des Systems der zwei umfangreichen Infraordnungen, der *Tipulomorpha* und *Ilomorpha*, wurden keine bedeutenden Untersuchungen des Systems durchgeführt. Über die *Bibionomorpha* wurden ebenfalls keine Arbeiten allgemeinen Charakters veröffentlicht. Ich möchte die Untersuchungen von D. E. Hardy über die Systematik der *Penthetriidae* und *Bibionidae* erwähnen, in denen der Vergleich der morphologischen Züge dieser Dipteren durchgeführt wurde, der früher fehlte, und durch das große Interesse an diesen alten Formen um so bedeutender wird. Ferner sind die Arbeiten von W. Hennig über das System der *Conopidea* (1959), von S. Roback (1951) über die Wechselbeziehungen der Überfamilien und einigen *Muscidea* und *Conopidea* zu erwähnen. Eine besondere Bedeutung haben die Untersuchungen von L. P. Mesnil über das System der schwierigsten Zweiflügler-Gruppe, und zwar der *Tachinidae* (*Larvaevoridae*). In der von L. P. Mesnil zusammengestellte und unter der Redaktür von E. Lindner herausgegebene Monographie der paläarktischen Tachinen, die in der Serie „Die Fliegen der paläarktischen Region“ veröffentlicht wird, ist auf einem vollkommen neuen, unbestreitbar genaueren systematischen Schema aufgebaut. L. P. Mesnil hat von neuem die Beborstung des Kopfes und des Thorax dieser Dipteren untersucht und dabei auch deren biologische Eigentümlichkeiten betrachtet. Dies hat ihm ermöglicht, die Wechselbeziehungen der Unterfamilien und der Triben in dieser Familie mit einer höheren Genauigkeit und Richtigkeit festzustellen. Wichtig ist auch die Monographie von W. Hennig über die Familie der *Muscidae* im weiteren Sinne in der paläarktischen Fauna. In dieser Monographie wird das gesamte System kritisch umgearbeitet und die Wechselbeziehungen mit den Nachbargruppen genauer festgestellt. Endlich möchte ich noch auf die Untersuchungen von L. S. Zimin einiger Gruppen der *Larvaevoridae* hinweisen; diese Arbeiten unterscheiden sich durch eine konsequente Anwendung der morphologischen Analyse der Genitalien bei beiden Geschlechtern dieser Zweiflügler, was dem Verfasser ermöglichte, mit einer außerordentlichen Genauigkeit die Wechselbeziehung der Gattungen und Subgenera in den unteren Triben und Untertriben dieser Tachinen festzustellen.

Die von mir angeführten Beispiele illustrieren sehr unvollkommen die Erfolge im Studium des Dipteren-Systems in den letzten Jahren. Eine eingehendere Analyse läßt sich leider infolge der begrenzten Zeit nicht durchführen. Ich möchte aber betonen, daß das Studium des Dipteren-Systems bisher leider im ganzen noch immer in sehr ungenügendem Maße durchgeführt ist.

System der rezenten Dipteren

Ordo *Diptera*

Subordo *Archidiptera*

- Superfamilia *Nymphomyiidea*
- Familia *Nymphomyiidae*

Subordo *Eudiptera*

Infraordo *Tipulomorpha*

- Superfamilia *Tipulidea*
- Familiae: *Trichoceridae*, *Cylindrotomidae*, *Limoniidae*, *Tipulidae*, *Tanyderidae*, *Liriopidae*.

- Superfamilia *Pachyneuridea*
- Familia *Pachyneuridae*

- Superfamilia *Psychodidea*
- Familiae: *Psychodidae*, *Nemopalpidae*, *Phlebotomidae*

- Superfamilia *Culicidea*
- Familiae: *Chaoboridae*, *Culicidae*

- Superfamilia *Dixidea*
- Familia *Dixidae*

- Superfamilia *Tendipedidea*
- Familiae: *Tendipedidae*, *Heleidae*, *Simuliidae*

- Superfamilia *Thaumaleidea*
- Familia *Thaumaleidae*

- Infraordo *Deuterophlebiomorpha*
- Familia *Deuterophlebiidae*

- Infraordo *Blephariceromorpha*
- Familia *Blephariceridae*

Infraordo *Bibionomorpha*

- Superfamilia *Bolitophilidea*
- Familia *Bolitophilidae*

- Superfamilia *Fungivoridea*
- Familiae: *Allactoneuridae*, *Lycoriidae*, *Manotidae*, *Lygistorrhinidae*, *Fungivoridae*, *Ceroplastidae*, *Macroceridae*, *Dytomyiidae*, *Diadocidiidae*, *Mycetobiidae*

- Superfamilia *Itonididea*
- Familiae: *Itonididae*, *Lestremiidae*, *Heteropezidae*

- Superfamilia *Bibionidea*
- Familiae: *Hesperinidae*, *Penthetriidae*, *Bibionidae*

- Superfamilia *Scatopsidea*
- Familiae: *Canthyloscelididae*, *Scatopsidae*

- Superfamilia *Phryneidea*
- Familiae: *Phryneidae*, *Olbiogastridae*

Infraordo *Asilomorpha*

Superfamilia *Tabanidea*

- Familiae: *Rhagionidae*, *Coenomyiidae*, *Tabanidae*, *Nemestrinidae*, *Acanthomeridae*

Superfamilia *Stratiomididea*

- Familiae: *Solvidae*, *Erinnidae*, *Rachiceridae*, *Stratiomididae*, *Cyrtidae*

Superfamilia *Asilidea*

- Familiae: *Therevidae*, *Apioceridae*, *Asilidae*, *Mydidae*, *Omphralidae*

Superfamilia *Bombyliidea*

- Familiae: *Bombyliidae*, *Usiidae*, *Cyrtosiidae*, *Systropodidae*

Superfamilia *Empididea*

- Familiae: *Empididae*, *Hilarimorphidae*, *Dolichopodidae*

Infraordo *Musidoromorpha*

- Familia *Musidoridae*

Infraordo *Phoromorpha*

- Familiae: *Phoridae*, *Aenigmatiidae*, *Thaumatoxeniidae*

Infraordo *Termitoxeniomorpha*

- Familia *Termitoxeniidae*

Infraordo *Myiomorpha*

Superfamilia *Clythiidea*

- Familiae: *Sciadoceridae*, *Clythiidae*

Superfamilia *Syrphidea*

- Familiae: *Syrphidae*, *Dorylaidae*

Superfamilia *Conopidea* (= *Acalyptrata*, *Holometopa*)

- Familiae: *Conopidae*, *Pyrgotidae*, *Ortalididae* s. l., *Sciomyzidae* s. l., *Sepsidae* s. l., *Helomyzidae* s. l., *Lauxaniidae* s. l., *Drosophilidae* s. l., *Sphaeroceridae*, *Agromyzidae* s. l., *Chloropidae* s. l., *Gastrophilidae*

Superfamilia *Muscidea*

- Familiae: *Cordyluridae*, *Muscidae* s. l., *Acridomyiidae*, *Sarcophagidae* s. l.

- Oestridae*, *Hypodermatidae*, *Phasiidae* s. l., *Tachinidae* s. l.

Superfamilia *Glossinidea*

- Familia *Glossinidae*

Superfamilia *Hippoboscidea*

- Familia *Hippoboscidae*

Infraordo *Streblomorpha*

- Familia *Streblidae*

Infraordo *Nycteribiomorpha*

- Familia *Nycteribiidae*

Infraordo *Braulomorpha*

- Familia *Braulidae*

THE PRESENT STATUS OF THE SYSTEMATICS OF DIPTERA

CURTIS W. SABROSKY

Entomology Research Division, US. Department of Agriculture, Washington 25, D. C.

Professor Rohdendorf, who has contributed so much to modern knowledge of the fossil record of Diptera, and its meaning, has discussed phylogeny, the system of classification, and the evolution of higher categories in the Diptera. I have chosen to review the present status of the systematics of Diptera, under four main topics: Systematics, Methodology, Nomenclature, and Future Needs.

Systematics

In the Diptera, the two centuries since Linnaeus have seen a great deal of alpha taxonomy, i.e. The naming and definition of species and genera. This basic taxonomy will obviously be a necessary preoccupation in some groups for years to come, as exotic regions and overlooked or neglected domestic niches are more thoroughly explored. I am mindful of such recent examples as (1) the startling increase in known species of biting midges of the genus *Culicoides*; (2) the expansion in valid species of *Drosophila* to about 750, of which 40 per cent have been described since 1940; and (3) the astonishing complexity of acalyptrate genera (*Meoneura*, *Phleomyia*, *Lonchaea*, *Leucopis*, etc.), once thought, because of superficial resemblances, to contain relatively few species.

Naturally, there has been some classification throughout the history of the Diptera—classification that began rather simply (ten genera by Linnaeus), progressed through simple stages, expanded vigorously as a number of workers interested themselves in higher classification, and then slowed down as descriptive work flourished. The principal trend today is not toward mere increase of species, but rather toward synthesis: The organization of our knowledge, the study of fundamental relationships, and the construction of a classification that represents, within the limits of human experience and abilities, the natural genealogy of flies.

Contemporaneous revisionary work is laying a solid foundation for classification by organizing the existing knowledge, precisely defining and figuring species, elucidating nomenclatural and bibliographical problems, and studying comparative anatomy and relationships. I may mention here such examples as the series on "The Culicine Mosquitoes of the Indomalayan Area" by Mattingly of England, and on the classification of Tabanidae of the world by Mackerras in Australia, contributions on the bot flies by Grunin in Russia, and the recent monograph of the Palaearctic *Lonchaeidae* by the organizer of this subsection, Dr. Morge.

Entomologists have long recognized the taxonomic significance and usefulness of the genital structures, but have not seemed too concerned with the comparative anatomy of the various groups. More attention is now being paid to that, for both male and female terminalia, their significance in classification, and their terminology. (Parenthetically, I am not sure which subject is more involved: The comparative anatomy or the comparative terminology!)

Other anatomical studies of great importance are those of Hennig (1954) on wing venation, and of Rohdendorf (1958—59) on the organs of locomotion. Both significant contributions may still be relatively little known in the world as a whole.

On the subject of family classification, I would mention with admiration, as an outstanding contribution among contemporaneous work, Hennig's study of the acalyptrate Diptera (1958). This combination of analysis and synthesis is a thoughtful study of a

complex and rather neglected group. Aside from a few easily recognized taxa, such as fruit flies and *Diopsidae*, the families are not well known to the general dipterist, and sometimes not even to those who should know.

As would be expected of a taxonomist, I do not entirely agree with Hennig. Splitting of families in the acalypterates does not at present impress me as progress. It merely upgrades our difficulties. It is too easy, when we are confronted with a peculiar genus such as *Cinderella*, *Stenomicra*, *Acartophthalmus*, *Fergusonina*, or *Somatia*, to "solve" the problem by erecting a new family. Nor is family making for odd genera confined to the acalypterates. It occurs in the Nematocera, for example with such genera as *Penthetria*, *Canthyloscelis*, *Axymyia*, *Pachyneura*, *Synneuron*, *Olbiogaster*, and others. Perhaps my dislike of microfamilies merely reflects a conservative nature. Or does the splitting process reflect a failure to determine natural relationships that are somewhat obscure? Perhaps the different points of view merely represent different evaluations of the hierarchical levels of groups that are taxonomically distinct but of uncertain or tenuous relationships.

Splitting of families has one unfortunate concomitant effect. Taxonomists, like public speakers, have a certain obligation to be understood, but multiplication of families promotes lack of understanding. By raising subfamilies and odd genera to family rank, and thereby greatly increasing the number of family names, we dilute the usefulness of the well-known family names as giant nuclei of organized knowledge amid the complexity of living things.

Perhaps we must accustom ourselves to using superfamily names for association of our general knowledge, even as many of us now use *Chalcidoidea* rather than the less familiar family names of chalcid wasps. If so, we face a period of disagreement on the superfamilies to be recognized, and which "families" will be grouped together. So we would exchange one area of disagreement for another. Clearly, family classification in the Acalypterata will be one of the areas of ferment in the years ahead.

Study of immature stages is another important field with a busy future. Hennig's three-volume "Die Larvenformen der Dipteren" (1948—1952) is a massive compilation of our knowledge. A great deal of alpha taxonomy remains to be done: The patient, accurate association of immature stages with adults, which can then be identified. Larval taxonomy in most groups is far behind the taxonomy of adults, and only here and there, as in the *Culicidae* and *Simuliidae*, is it possible for studies of immature stages to contribute materially to the classification of a group. However, materials are available in some groups for a greater effort. For example, at Washington the collection of immature stages of the *Tachinidae* has been growing steadily. A quick count shows a present total of 247 genera and 464 species represented by puparia associated with reared and identified adults¹.

The problem of restricted genera versus broad genera may always be with us. These stem from diametrically opposed viewpoints, for which there is no absolute proof. The restricted genera of Townsend in the *Tachinidae* are a far cry from the broad genera of Edwards in the *Culicidae*. Is the difference meaningful? Have genera actually "gone wild" in the higher flies, and especially in the highly evolved parasitic flies of the family *Tachinidae*? Perhaps each family reflects the personality and philosophy of the dominant writers on the family. What might have happened, for example, if Townsend had special

¹ After this paper was completed, I received Dr. B. Herting's important contribution on the "Biologie der westpaläarktischen Raupenfliegen" (1960, Monogr. angew. Ent. 16: 1—188). About 330 species in the western palaearctic region are recorded from hosts, although immature stages do not seem to be preserved for all species. Nevertheless, Herting's paper and my remarks above are evidence of the considerable body of data now available for a comprehensive study of classification in the family *Tachinidae*.

ized in *Culicidae* and Edwards in *Tachinidae*? My personal reaction in the *Tachinidae* is that an intricate classification was imposed prematurely upon an exceedingly complex group before there were sufficient data for meaningful organization. A generic classification should have been a natural outgrowth of the stock-piling of knowledge of species, their anatomy, variation, and biology. Knowledge of species should have been permitted to increase without the drag of a top-heavy superstructure of generic names.

I understand that an integrated study of the *Tachinidae*, combining data from external adult anatomy, male and female postabdomen, biology, type of egg and larva, and hosts, is being carried out by Mesnil in Switzerland, Herting in Germany, and Verbeke in Belgium. This is an admirable approach to the classification of the family. Here, Townsend is entitled to due credit for his early insistence on the fundamental importance of the female internal reproductive system, and the type of egg.

The problem of restricted versus broad genera occurs at various points in the order. Such well-known "genera" as *Hylemya*, *Tabanus*, *Agromyza*, and *Leptocera* are regarded by some as large genera with many subgenera. Others divide them into restricted genera, even as Townsend divided *Sturmia*, *Winthemia*, and other tachinid genera. The present situation in a family probably depends largely on the vigor of one or a few currently publishing specialists, but the classification may also differ by country or region. Prolific publication by one author tends to drown in a sea of titles the infrequent publication by another who may be right, but who seldom impinges on the taxonomic consciousness. We trust that in the long run, truth (whatever that is) will prevail, but unfortunately divided points of view may persist endlessly.

Several fields can only be noted briefly. Zoogeographers usually make little mention of Diptera, perhaps because of inadequate collecting, unreliability of many faunal lists, or the great power of dispersal that may yield distribution patterns less to be trusted than those of lake fish, or blind cave beetles. Families closely associated with plants certainly merit more attention in zoogeography.

Ecological studies, and observations on physiological and behavioral differences, are playing an ever-increasing role in the thinking of taxonomists and entomologists. There are difficulties, of course, and it is unlikely that fly-watching will ever be as popular as bird-watching. But such data should be utilized where available, and will undoubtedly be used more in the future.

The fundamental nature of species is a major field of systematic endeavor. Biological and cytogenetical studies provide a basis for understanding of species in all their varied aspects. In the Diptera there are a few, but outstanding, examples of tremendously detailed, intimate knowledge of species. In *Drosophila*, we have probably the best example in the world, although the knowledge of *Glossina* and that of the chironomid flies by the late Dr. Thienemann and his school are also outstanding. Less extensive but none the less significant are the studies on the *pipiens-molestus* problem in *Culex*, and the work of Saccà in Italy on the *Musca domestica* complex. However, tempering our pride must be realization of the great void that exists about all but a very few species out of the thousands already known.

Before leaving the subject of taxonomy, a few words about misidentifications are in order. The prevalence of error in the literature must be a matter of constant concern to taxonomists. Two examples will suffice. Several years ago, Dr. Benno Herting wrote me that at least one-third of the reared European tachinids identified by such authorities as Brauer and von Bergenstamm were incorrectly named. I wonder how many of the host-identifications could also be challenged. In the major museums of Europe and North America, I have found nine species of three distinct genera named as the chloropid gnat,

Hippelates pallipes Loew. Lack of specialists, ignorance of types, long-dormant collections, the ever-increasing burdens placed on harrassed specialists—all such factors help to perpetuate uncorrected errors.

It is appropriate here to mention the so-called "worship of types". After seeing many collections and numerous specimens that are the basis of published records, I am convinced that worship of types is a far more sound and satisfying religion than worship of usage. Usage is either a mixture, or the prevalence of the latest and currently most popular error. It is also a sad fact that so many descriptions are so woefully inadequate that study of type material is an absolute necessity.

Methodology

Without dwelling in detail on any part, I shall comment briefly on three topics—Catalogues, Faunal Studies, and Manuals or Handbooks—under the general heading of Methodology.

1. *Catalogues* are such indispensable tools for taxonomists, and so useful to many others, that there is no need to justify or defend them. Rather, one laments their scarcity. The best catalogues may be major contributions to classification as well as useful compendia of names and guides to the literature. For the order Diptera, there has been no attempt at a comprehensive world catalogue since the "Catalogus Dipteriorum" of Kertész (1902—1910) was left uncompleted. Even regional catalogues are sadly lacking since the early years of this century. For the Palaearctic Region, the last was that by Becker, Bezzi, Kertész and Stein (1903—1907). The last in North America was by Aldrich (1905). These two regions of great taxonomic and biological activity badly need up-to-date catalogues of Diptera. It is a pleasure to report that the four dipterists of the U. S. Department of Agriculture in Washington, Alan Stone, W. W. Wirth, R. H. Foote, and I, with 40 collaborating dipterists, are nearing completion of a catalogue of the Diptera of North America, north of Mexico, to include an estimated 15,000 valid species and a detailed bibliography.

Even catalogues for a single country are none too plentiful. Good examples are those by Stuardo (1946) on the Diptera of Chile, and Miller (1950) on the Diptera of New Zealand.

Of world catalogues for a single family, an outstanding example is the "Synoptic Catalog of the Mosquitoes of the World," by Stone, Knight, and Starcke (1959). Some families have been covered in "Genera Insectorum," but except for one small group it has been years since a fascicle on Diptera appeared. On a generic level, in a field of intense interest, Wheeler (1959) published a world catalogue of the more than 1,000 species-group names proposed in the single genus *Drosophila*, in which he recognizes about 750 valid species.

2. *Faunal studies*, reports of expeditions, etc., once the pride and joy of museums, are, at their best, useful summaries and manuals, and at their worst, misleading and superficial. Faunal reviews that combine parts by specialists may be good contributions; those with a single author inevitably suffer from that limitation and the impossibility of capable knowledge in all families, which may result in superficiality, incompetent treatment, or omission of significant but obscure characters. From the standpoint of working taxonomists comprehensive faunal studies do organize the knowledge for a given area and expedite identification. One of the soundly organized projects of the present time is the "Insects of Micronesia," ably directed by J. L. Gressitt of the Bishop Museum in Hawaii. In the Diptera, about 30 specialists are cooperating.

Faunal studies of the breadth and thoroughness of those prepared by specialists for Lindner's "Die Fliegen der Palaearktischen Region" are frequently of high monographic value. For a smaller area, Harrison's book on "The Acalypterate Diptera of New Zealand" (1959) is an admirable example, and highly recommended as a carefully written and well-illustrated work on a number of families of small flies in which identification is often shunned by general dipterists (fortunately, I might add).

3. *Manuals or Handbooks*, like faunal studies, have both advantages and disadvantages. The "Handbooks of British Insects," of which several on Diptera have been prepared by specialists in London, are examples of high quality and usefulness. But manuals, if prepared before a fauna is thoroughly explored, can be deceptive and can lull unwary ecologists and others into a false sense of security. The numerous unknown species coupled with misunderstanding of the narrow distinctions between known species can be disastrous. Even when a fauna is well known, it may not be possible to prepare a satisfactory manual. In a taxonomically difficult group, such as many of the dipterous families, the untrained use of manuals by nonspecialists may too often result in misidentifications.

Nomenclature

The imminent publication of a new International Code of Zoological Nomenclature will be a major event in the world of taxonomy, an event, it is reasonable to add, that is *long* overdue.

Numerous decisions on nomenclature were made at the Zoological Congresses at Paris (1948), Copenhagen (1953), and London (1958). However, with the limited publicity after each Congress, and without a formal Code, zoologists have been drifting for more than a decade without an authoritative text for ready reference. Now the International Commission has nearly completed its review of the text prepared by the Editorial Committee appointed at the Congress in London, and it is reasonable to expect publication some time this fall.

It is beyond question that we need some kind of rules of nomenclature, to regulate names and their interrelations. It would be unthinkable chaotic if everyone did as he pleased. As the years pass and known species increase by millions, it will become increasingly urgent and important, in my opinion, to proceed as automatically as possible, by accepted rules that promote impersonal, objective settlement of problems, without recourse to the Commission except for serious major problems.

Above all, it is an urgent necessity that zoologists settle trivial matters quickly and objectively, by the application of agreed-upon rules. The prolonged arguments, sometimes tinged with personalities, over such matters as *Helomyza* vs. *Heleomyza*, or *-mya* vs. *myia* endings, or *Og-* vs. *On-* (as in *Ogcodes*, *Oncodes*) can hardly impress other disciplines as representing serious science. Surely there must be more important things to worry about than the presence or absence of a single letter.

Family names continue to be a problem. The importance and frequent use of these names make agreement upon them highly desirable. Yet there is still much division of opinion and usage. The new Code will have, for the first time, a detailed set of rules for names of the family-group. For the future, the rules could work fairly well, but the present and past may give trouble. Family-group names developed without a consistent plan, and they have not been regularly catalogued as generic names have been; hence the literature is a storehouse of unpleasant surprises for any who attempt to apply rules too stringently. For the Diptera, I have nearly completed a catalogue of suprageneric names, a continuing interest since my paper at the Berlin Congress in 1938. An indication of the size

of the project is the fact that there are over 300 family-group names in the *Tachinidae* alone!

There are today, in the *Diptera*, numerous irritating differences on names, with unfortunate division of usage. Time is lacking for details, and I shall merely list a few examples:

1. Spelling of generic names ending in *-mya* vs. *-myia*;
2. the generic names of Meigen (1800);
3. the use of *Siphona*, *Haematobia*, and *Lyperosia*;
4. *Callitroga* vs. *Cochliomyia* for the New World screw-worm flies;
5. *Lucilia* vs. *Phaenicia*;
6. *Culex fatigans* vs. *C. quinquefasciatus*; and
7. the gender of names ending in *-ops*.

Others will probably occur to you. Some disagreements are in nomenclature, some in taxonomy, and some are a combination of the two. Where legitimate differences of taxonomic opinion are involved, only time can—or may—reveal which side is correct. But where the problem is entirely nomenclatural, it is pointless and futile to prolong differences that serve chiefly to bring us into disrepute among the workers in experimental, applied, and general fields.

The Future

For the future, taxonomy needs emphasis on fundamentals, on increasing thoroughness, on breadth and depth of treatment. We can no longer tolerate imprecision of types, lack of figures, carelessness and brevity in descriptions, and generalized descriptions that avoid essential characters with devilish skill. Accuracy and attention to details should not be sacrificed in a rush to publish. Much remains to be done in taxonomy, but good, sound work was never more essential.

To evolutionists, phylogeneticists, and zoogeographers, I would say that taxonomy must come first, not last, nor even concomitantly. Thorough understanding and accuracy of identification are vital, and prerequisite to theoretical work. It is useless to build the finest house of theory if it rests on a poor foundation.

In a recent exchange of letters, Professor Rohdendorf emphasized the significance of taxonomy in the following words (translation): "Present neglect of taxonomy among research phylogeneticists is absolutely wrong. Taxonomy supplies very important data for the solution of problems in phylogeny and evolution and therefore demands the deepest study and greatest precision in its methods."

A corollary of the demand for precision, it seems to me, is that the era of the general dipterist is past, as far as original work at generic and specific levels is concerned. The size and complexity of the order now mean that one individual can no longer maintain acute comprehension and adequate knowledge from *Tipulidae* to *Tachinidae*. The groundwork upon which evolutionists and others can build must be laid by specialists.

Type collections. I believe that the future will see movement of type collections, to correspond with research in a group. Ownership need not be changed, but long-time loans would make types available to specialists who would otherwise never have an opportunity to study them. In the past, distant location and rules against such

loans have virtually isolated many specialists from types. It is readily granted that transfer of types should not or cannot be done in all cases, because of difficulties in caring for collections, or lack of trained specialists who could properly utilize type collections. In other cases, transfers could certainly be made, and they would make a distinct contribution to the progress of taxonomy.

Standards for description. Emphasis on the study of types will undoubtedly arouse objections from those who scorn the "type fetish." Perhaps they prefer the demonstrably inconsistent identifications of taxonomists. Certainly, in order to dispense with types, it would first be necessary to improve descriptions. In such groups as the *Culicidae* and *Ceratopogonidae*, the standard is already high, with detailed descriptions, often of both adults and immature stages, and—most important of all—detailed figures. Few other families of Diptera can boast similarly high standards.

Speaking of figures, I am always astounded that taxonomists—including some of the most prominent—publish new species and presume to describe the male terminalia in a line or two. Figures are badly needed, and mere outline drawings of selected parts are better than nothing. The need for illustration is even more acute than the need for terminology. At the Amsterdam Congress in 1951, during the discussion of the terminology of the genitalia in insects, I remarked to a friend that what we really needed was a single line in *all* descriptions: "Genitalia as figured." This is of course an oversimplification, but it is unquestionably true that in many families of Diptera greater use of illustrations is badly needed.

Given higher standards of descriptive work, including the use of illustration, there will be less need for space-consuming redescriptions, identifications will be surer, and fewer misidentifications will plague us in type species, host records, and zoogeography.

Documentation. Along with higher standards of descriptive work there should be greater cooperation in exchanging documentary material—paratypes and authoritatively determined material—so that other specialists and centers of taxonomic work will have significant materials for study and comparison. Again, this practice will pay dividends in the future in more accurate work. Unfortunately, series are often too short, and favorable attitudes do not always exist.

I hope that the future will see an end to the isolationism often displayed by specialists. I refer to the concentration of effort on the specimens in the museum where the specialist works, or on his own collection. We need more work that has a comprehensive basis: Wide representation of the fauna or the taxon being studied, and wider distribution of authoritatively determined material, best done by the specialist in the group at the time of the revision.

Catalogues. The particular needs now are two-fold:

a) **Critical catalogues** by specialists. It serves no useful purpose to catalogue the literature completely, if one is merely compiling misidentifications. Since it is ordinarily impossible to recheck the basis for all published records, general catalogues could be reduced to the bare essentials of names, original references, and types, with a summary of biology and distribution definitely known to the specialist.

b) **A world catalogue.** Lack of a world catalogue of Diptera is a handicap. More and more workers are making serious efforts toward thorough search and dating of the literature, clarification of nomenclatural problems long buried or ignored, establishment of lectotypes, etc. These efforts at establishing a sound basis for future taxonomic work would be aided immeasurably by a world catalogue.

Families needing study. One might say that all families need study, and will continue to. However, the families of medical importance such as the *Culicidae*, are in a relatively favorable position, both taxonomically and bibliographically. In some other families, the long activity of one or more specialists, such as Alexander in the *Tipulidae*, has meant a comparatively advanced knowledge of the family. Some less attractive families have been little studied in modern times.

One of the most neglected families is the tremendously complex *Tachinidae*, a family which (pardon the apparent facetiousness) fairly bristles with characters. But it is not an easy family for the beginner or the general dipterist, it repels by its complexity and variability, and it requires long and patient study and familiarity before one is really in a position to make sound contributions.

In almost all small flies, of whatever family, there is great need to review the taxonomy of the past with the greater precision and attention to detail of the present. It is a common experience in the acalypterate flies, for example, that one "species" (old style) is found to be a complex of many distinct species when there is opportunity or time to revise it.

Support for taxonomy is, and perhaps always will be, a problem. Taxonomy is in low repute in some quarters, but I cannot think of a more short-sighted attitude. For experimenters, the correct name of an experimental animal is fully as important as any measure or characteristic that might be recorded. Whether one studies the experiment, or evaluates it, or attempts to repeat it, one must certainly begin with the name of the species upon which the work was done. If taxonomy did not exist, experimentalists would quickly find it necessary to develop a nomenclature and a classification. It is to their own interest to support taxonomy, to cooperate, and to use their influence in insisting on soundly planned and executed taxonomic work. It is to our own interest that we do likewise.

LITERATURE CITED

- ALDRICH, J. M. 1905. A catalogue of North American Diptera. Smithsn. Misc. Coll. 46: 1—680. — BECKER, T., BEZZI, M., KERTÉSZ, K. and STEIN, P. 1903—1907. Katalog der Paläarktischen Dipteren. 4 vols. Budapest. — HARRISON, R. A. 1959. Acalypterate Diptera of New Zealand. New Zealand Dept. Scient. & Indust. Research, Bul. 128: VII + 382 pp., 438 figs. — HENNIG, W. 1948—1952. Die Larvenformen der Dipteren (3 Teile). 185 pp., 3 pls., 63 figs. (1948); VII + 458 pp., 10 pls., 236 text figs. (1950); VII + 628 pp., 21 pls., 338 figs. (1952). — HENNIG, W. 1954. Flügelgeäder und System der Dipteren. Beitr. Ent. 4: 245—388, 272 figs. — HENNIG, W. 1958. Die Familien der Diptera Schizophora und ihre phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen. Beitr. Ent. 8: 505—688, 365 figs. — KERTÉSZ, K. 1902—1910. Catalogus Dipteriorum. 7 vols. Leipzig (vols. 1—2), Budapest. — MILLER, D. 1950. Catalogue of the Diptera of the New Zealand sub-region. New Zealand Dept. Scient. & Indust. Research, Bul. 100: 192 pp. — ROHDENDORF, B. B. 1958—1959. Die Bewegungsorgane der Zweiflüglerinsekten und ihre Entwicklung, I, II. Wiss. Ztschr. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat. Reihe, Jahrg. 8: 73—119, 269—308, 49 figs. — STONE, A., KNIGHT, K. L., and STARCKE, H. 1959. A synoptic catalog of the mosquitoes of the world (Diptera, Culicidae). Thomas Say Foundation (Ent. Soc. Amer.), vol. 6, 358 pp. — STUARDO, C. 1946. Catalogo de los dipteros de Chile. Santiago. 250 pp. — WHEELER, M. R. 1959. A nomenclatural study of the genus *Drosophila* Univ. of Texas, Publ. No. 5914: 181—205.

THE DIPTERA OF HAWAII

D. ELMO HARDY

University of Hawaii, Honolulu

For the past ten years the major portion of my research efforts has been concerned with a study of the Diptera of Hawaii. I am preparing four volumes on the Diptera as part of the Insects of Hawaii series. The flies will be treated in Volumes 10—13 of this series. Volume 10 was published in March, 1960, and covers the introduction, keys to families, and the suborders Nematocera and Brachycera, up through the Empididae. Volume 11 is now in the hands of the editor and treats the Brachycerous family Dolichopodidae and the series Achiza of the suborder Cyclorrhapha. This includes the families Lonchopteridae, Phoridae, Pipunculidae, and Syrphidae. Volume 12 will be devoted to the family Drosophilidae and will probably be the largest of the four volumes. This volume is nearing completion and should be finished within a year. Volume 13 will then treat all of the remaining families of Acalypterae and Calypterae. The writing of this volume will probably take an additional three to four years.

The Diptera fauna of the Hawaiian Islands is small compared to that of continental regions or to older and larger insular areas. Many of the large families of flies are completely lacking in our endemic fauna and except for the Calliphoridae *Dyscritomyia* Grimshaw and *Prostethochaeta* Grimshaw no bulky or heavy bodied flies are present (excepting the introduced forms). It is obvious that the avenues of dispersal available to the ancestral types of Hawaiian flies were most favorable to the rather fragile, weak flying species. Our endemic fauna was largely derived from the Pacific area and obviously most of the ancestral species were blown to the Islands on wind currents. Since the inhabitation of the islands by man over two hundred species of flies have been accidentally introduced and many beneficial species have been purposely introduced to aid in control of various pests and weeds. The introduced species now constitute about one fourth of the total Diptera fauna and in the low land areas have completely taken over so that one rarely sees endemic species except in the highlands where the native flora is found.

At the present time 44 families of Diptera are known to be represented in Hawaii (this includes Sciomyzidae which has become established since volume 10 went to press). These are arranged in approximately 210 genera and represent between 800 to 900 species. Over 75% of these species are endemic to the Hawaiian Islands and in many respects we have one of the most unusual Diptera faunas of any area of the world, especially when the comparison is made by total land area. Although 25 families contain native species the great bulk of our species fall in the families Drosophilidae (*Drosophila* Fallén and *Scaptomyza* Hardy) and Dolichopodidae (*Campsicnemus* Walker and *Eurynogaster* Van Duzee). These groups have speciated very profusely and make up nearly two thirds of the total Diptera fauna: with 300 + species (possibly as many as 400—500) of Drosophilidae and nearly 200 known Dolichopodidae (still many new species to be described). Because of the rather spectacular development of these two families I am convinced that Hawaii is the most ideal place in the world to study population dynamics and speciation (evolution) in the Diptera. Everywhere in the wet mountain regions of the interiors of the islands one can find numerous closely related species living in apparent close association with one another. Unfortunately, however, we still have very little information concerning the biologies and habits of our endemic flies and to date we have had no success in establishing cultures of the native *Drosophila* in artificial media or in rearing them in their natural media. Much ecological work remains to be done, we need detailed biological information, data on food preferences, etc. and much experimentation is needed to learn how to cultivate the various required fungi in artificial media so that the species might be studied in detail under laboratory conditions. The present volumes are merely a starting point in the investigation of the Hawaiian Diptera but it is hoped

that this preliminary study will provide the necessary stimulus to encourage others to make more detailed studies.

The encroachment of civilization has obviously had a serious affect upon the Diptera fauna, especially on the island of Oahu which supports 90% of the population of the islands. Many of the species collected by R. C. L. Perkins between 1892 and 1897 and recorded in the "Fauna Hawaiiensis" (1901) have apparently become extinct. Numerous unsuccessful attempts have been made to refind some of the species which were known to be present slightly over a half century ago. One species especially which has evaded many hours of minute searching is the flightless Dolichopodid which Grimshaw named as a new genus and species (*Emperoptera mirabilis* Grimshaw). Perkins collected a good series of this on Mt. Tantalus behind Honolulu, where he found them jumping all over the ground. I have literally crawled over the slopes of Mt. Tantalus on many occasions looking for this creature and am convinced that the species must have fallen prey to *Pheidole* ants or other predaceous insects which have invaded the area.

In spite of the large amount of entomological work which has been done in Hawaii there are still many areas which have not been collected and much more extensive field work is needed. The endemic insects (especially the Diptera) are especially concentrated in the wet rain forests and fern jungles at elevations of 2000 to 5000 feet. These are the areas of concentrated rainfall ranging from 100 to 400 or more inches of rain per year, where the mountain tops are swampy and the vegetation is almost continuously dripping wet. In many regions the collector always gets rained on and Diptera collecting is very difficult. Some of the most interesting areas are inaccessible because of the dense vegetation and the lack of trails.

ZOOGEOGRAPHY OF THE PSYCHODIDAE (DIPTERA)

LAURENCE W. QUATE

B. P. Bishop Museum, Honolulu, Hawaii

ABSTRACT

The outlines of psychodid zoogeography have been arrived at by correlating the known distribution and phylogeny of the family with other relevant data. Fossils show the Diptera were well developed in the Triassic and probably arose in the Permian. Psychodids, since they are primitive flies, must have originated near that time. There have been many migrations to give wide distribution to the higher categories.

There is nothing to indicate that most dispersals couldn't have been over land connection across the Bering Straits and between North and South America and between Asia and Australia during the Mesozoic when biological and geological evidence support the existence of such connections. It is believed that much of the overland migrations which have given the widespread distribution of the subfamilies and major genera of the *Psychodidae* occurred in the Mesozoic when those connections existed and tropical groups were able to utilize northerly migration routes during periods of mild climate. Absence from oceanic islands shows that land routes have been necessary for most psychodid dispersals, although some groups, notably *Psychoda*, have been able to cross great stretches of ocean both through natural means and human transport. One group of *Pericoma*, whose members are found in South America, Australia, and New Zealand, suggests that there must have been an Antarctic connection or archipelago that no longer exists and which at times had a mild climate. This is supported by the distribution of other insects and plants.

The *Psychoda alternata* complex is a group of species with largely allopatric distributions in widely separated parts of the world, except the cosmopolitan *alternata* which overlaps the range of all its allied species. The explanation is speciation through isolation and recent dispersals of *alternata* into areas occupied by its related forms.

A general, hypothetical outline of the zoogeography of the Psychodidae can be constructed by making certain assumptions which agree with conclusions based on geology and animal distributions (Darlington, 1957; Ross, 1956; Emerson, 1955; Mackerras, 1950, 1954, 1957; Edmunds, 1957; Gressitt, 1957). These assumptions are that during the Tertiary the continents have not shifted positions; periodically the climate was milder over temperate areas; there has been a land bridge across the Bering Strait over which the overland interchange between the Old and New Worlds occurred; South and North America were separated during most of this period; and there was no land bridge between Australia and Asia. It is also assumed that during the Mesozoic land bridges existed between North and South America and between Australia and Asia via New Guinea and Indonesia; world climates fluctuated; and probably there was not an Antarctic connection, but there must have been more direct connections between Antarctica, South America, Australia and New Zealand in the form of an archipelago which, at times, had a mild climate. It is not necessary to hypothesize a shifting of continents to explain psychodid distributions. Finally, there is no doubt that oceanic islands, as Polynesia, Micronesia and Hawaii, have never had continental connections and have received their biota over large expanses of open ocean.

The Psychodidae is divided into four subfamilies: the *Bruchomyiinae*, *Phlebotominae*, *Trichomyiinae* and *Psychodinae*. The *Bruchomyiinae* is the most primitive group showing the tipuloid relationship of the psychodids and also mecopteroid relationship of the Diptera. The *Phlebotominae* is not far removed from the *Bruchomyiinae* and has recently been combined with that group (Fairchild, 1955), but it is more convenient to discuss them separately. The *Trichomyiinae* is next in phylogenetic position and the *Psychodinae* is the most advanced group.

With the substantial body of information now available on island faunas, we can be certain that some psychodids are incapable of crossing large water stretches and their intercontinental migrations had to be over land bridges or at least short water gaps. From paleontology and geology, the time that land connections and climatic conditions would have permitted such movements can be approximated. Correlating the distribution and phylogeny of existing psychodids which cannot cross marine barriers with those data has been the main method of dating used in this paper.

The Psychodidae is predominantly a tropical group with the largest number of species and genera and most primitive groups in the tropics. This indicates that the family originated in a tropical climate, but there is little to suggest what part of the world the center of origin may have been.

The psychodids are one of the most primitive families of Diptera and their origin must have been near the time when the first flies appeared. One poorly preserved fossil from the Jurassic (Mesozoic) shows that the psychodids were present then, but the wing venation does not look much like modern members (Fairchild, 1951: 14) and it doesn't shed much light on the evolution of the family. Other fossils show that the Diptera were well established by the Triassic and Carpenter (1953) places the probable origin of the order at an earlier period in the Lower Permian (Palaeozoic). The Psychodidae must have originated early in the Mesozoic and perhaps in the Palaeozoic, since the family's primitiveness shows its evolution began early in the development of the Diptera.

The Bruchomyiinae

In the *Bruchomyiinae* there are only three genera, *Bruchomyia*, *Nemopalpus*, and *Eutonnoiria*, which are the oldest living representatives of the family. The first is only in southern South America, *Nemopalpus* is pantropical in distribution, and *Eutonnoiria* is known from a single species in Africa. Baltic amber fossils show the group was in northern Europe during the Tertiary and subsequently has withdrawn to its present tropical areas. No species are known to occur on islands and intercontinental migrations must have been over land connections.

It is believed that the *Bruchomyiinae* are of Mesozoic origin. Their spread must have occurred when there were land bridges between Australia and Asia and South and North America and a milder climate in the north which would have allowed a tropical group to pass over the Bering Bridge between Asia and North America. All these necessary conditions prevailed only during the Mesozoic period. During the long expanse of time since a world-wide distribution was achieved, evolution of the subfamily has been slow, for there isn't a strong divergence between species in different parts of the world. Since at least the Tertiary the group has diminished and the present species are but remnants of a group that has long passed its most successful period.

It might be speculated that the origin of the Psychodidae was in the New World tropics, since *Bruchomyia*, considered the most primitive genus of the family, is limited to South America. However, in view of the extinction of bruchomyines from other parts of the world and other relicts in South America, it is more likely that *Bruchomyia's* present distribution is simply the last area in which it has been able to survive rather than the ancestral center of origin.

The Phlebotominae

This is a large subfamily with many species in all tropical regions. It is primarily composed of the single genus, *Phlebotomus*. In spite of northern intrusions in Eurasia and North America, it is a tropical group. There are a number of species groups which are generally confined either to the Old World tropics, to the Australasian or Neotropical Regions. Australasian Phlebotomines are more closely related to Old World species than to New World ones. The groups have been unable to cross large water gaps as shown by their absence from oceanic islands.

A Mesozoic origin is also indicated for the *Phlebotominae*, since they must have dispersed at a time when northern migration routes had a mild climate and there were land connections to South America and Australia from the northern land masses.

Another indication of the Mesozoic origin of the phlebotomines is that many of the bloodsucking species feed on reptile hosts. If they developed their bloodsucking habits when reptiles were the dominant terrestrial vertebrates, it is logical that they would become parasites of the most abundant animals and an early host-parasite relationship between *Phlebotomus* and reptiles might have continued to the present time.

The Trichomyiinae

The *Trichomyiinae* is another primitive group of psychodids. With their 36 species, the two genera, *Sycorax* and *Trichomyia*, contain nearly all members of the subfamily. *Sycorax* is found in all zoogeographic regions, except the Nearctic, and is limited to continents. *Trichomyia* occurs in all regions and also on oceanic islands, including Hawaii and Micronesia. Species are characteristically scarce, widely separated, and taxonomically distinct. Tertiary fossils of both genera are present and there are more European species of *Trichomyia* known as fossils than as living species.

The distribution and species characteristics of the *Trichomyiinae* are that of a relict group which has ceased to flourish. It is of interest that a high proportion of species is in southern South America and New Zealand, where other relict groups have survived.

The origin of the subfamily was probably in the Mesozoic. Phylogenetically, it is not far removed from the *Bruchomyiinae* and *Phlebotominae* and the origin most likely was in the same period. Part of the distribution was dependant on land connections and some species had to reach Australia before the Asian connection was severed. Absence of *Sycorax* from North America must be due to extinction there, since the genus is now both in Europe and South America and it must have reached South America from Europe (or vice versa) via North America.

The Psychodinae

The *Psychodinae* is the dominant group of psychodids. It contains the most species, it is the most widespread and occurs in abundance on all the continents and many islands, it is the most diverse in genera and species, and shows the greatest morphological and ecological radiations. The phylogenetic position of this subfamily is the highest in the *Psychodidae*.

There are a number of genera of *Psychodinae* which will not be included in the following discussion. They are deleted either because their taxonomy and relationships are too poorly known or because they are of limited distribution and contain too few species to be of zoogeographical significance in our present knowledge of the family.

Pericoma is one of the major psychodine genera. It is widely distributed over the continents, but is not found on oceanic islands. Species are relatively limited in their individual distributions and seldom occupy a wide area. For example, not a single Nearctic species extends across North America. Members of *Pericoma* seem to have limited powers of dispersal and their migrations apparently have been confined to land bridges or archipelagoes.

Primarily on the basis of the male genitalia, but also supported by other characters, *Pericoma* may be divided into three species groups. Group A is found in New Zealand, Australia and South America, but not in Africa. Group B is Holarctic and *Clytocerus* is primarily Ethiopian. As this classification has not appeared in print before, a digression to outline it is in order.

Group A has a complex, asymmetrical aedeagus, the surstyle has a single tenaculum; the terminal two or three antennal segments are usually reduced and globular in contrast to the barrel shape of the preceding segments; the radial sector is often pectinate; R_5 frequently ends at the wing tip; and the first flagellar segment of the male antenna is never modified.

Group B has a simpler, usually symmetrical aedeagus; the surstyle has multiple tenacula; the terminal antennal segment is the only one reduced; the radial sector is not pectinate; it ends beyond the wing apex; and the first flagellar segment of the male sex sometimes elongate and with a number of erect, strong bristles.

Clytocerus (the only one of the three groups which has long been recognized) is distinguished by the wavy tuft of long hairs on the first flagellar segment of the male and the elongate basal cell of the wing.

Group A is the most primitive of the genus, is of southern origin, and probably has never been north of the equator. As it is limited to Australia, New Zealand and South America, it had to be present when access to these areas was available without using a northern migration route. This time must have been the Mesozoic, for certainly no Antartic connection or archipelago has existed since pre-Tertiary times.

The question of an Antarctic continent has long been discussed without an answer yet having been reached which is acceptable to all concerned. It is certain that physical, as well as biotic changes, have occurred in the southern hemisphere; the existence of fossil plants and of coal in the Antarctic shows that the climate was mild during the Mesozoic. A number of insect groups with southern distributions lend support to the theory that land bridges or archipelagoes were formerly present that have since floundered (Mackerras, 1950, 1954, 1957; Edmunds, 1957; Gressitt, 1957; Gressitt and Weber, 1959). Zoogeography of the vertebrates shows that any such connections must have been pre-Tertiary and the southern land masses were probably not connected by a solid bridge, but at most were separated by short water gaps that plants and invertebrates could have crossed while vertebrates could not have (Darlington, 1957: 509, 603). *Pericoma* group A is another piece of evidence favoring Antarctic land connections.

Group B of *Pericoma* is primarily Holarctic and derived from Group A. Undoubtedly it has crossed over the Bering Straits and probably could have done so under rather severe weather conditions since it now occurs in northern Europe, Canada and Alaska. It is a temperate climate group that has never successfully invaded the tropics after the separation from the southern Group A.

Clytocerus is more closely related to Group B than A. It is concentrated in the Ethiopian region and must have originated there. Invasion of the Palaearctic region has occurred to some extent and of the Nearctic to a minor degree. It is a comparatively young group derived from Palaearctic species of Group B, and probably originated in the Tertiary at which time it could have reached Europe from Africa.

The genus *Telmatoscopus* is cosmopolitan, except it does not occur in southern South America. Members occur on oceanic islands, but those species are generally endemic ones that represent only a small part of the genus. While overseas migrations have occurred they do not seem to have happened frequently and the genus as a whole is not independent of land connections for its dispersal. (*T. albipunctatus*, a common tropicopolitan species, has been widely distributed by man, but its distribution is atypical for the genus).

Distribution of the subgenera of *Telmatoscopus* suggests both Mesozoic and Tertiary datings. Australia has the highest number of subgenera of any region and their ancestors may have crossed into Australia from Asia over the Indonesian connections during the Mesozoic. Even if they were able to islandhop at a later date, their divergence from Holarctic relatives indicates a long separation, possibly since early Tertiary. Nearctic and Palaearctic regions share most of their subgenera, which points to recent interchange. Africa shows its strongest relationship with the Palaearctic region and this interchange could have happened over the Tertiary connections between the two regions. One African subgenus is represented in Jamaica by two species, which may have come directly there by overseas dispersal.

The absence of *Telmatoscopus* from most of South America is interesting, for most other widespread psychodid genera are well represented in South America. Apparently Nearctic species have been unable to pass through the New World tropics, at least during recent geological times. Several unusual genera, which as yet are poorly known, may be related to *Telmatoscopus*, indicating that an ancient invasion of South America by *Telmatoscopus* or its ancestors did occur.

Psychoda is a large, cosmopolitan genus with many of its species distributed over great areas. It is of common occurrence on oceanic islands, some of which is due to natural dispersion, but much is due to human transport (Quate, 1960). At present it is not significant zoogeographically, because the many, recent distributions have obscured clues to origin and dispersions and no satisfactory subgeneric classification has been made.

There is within the genus one group of species which demonstrates the effect of recent distribution which obscures past isolation. The *Psychoda alternata* complex consists of a group of closely related species clearly distinct from other members of the genus. *P. alternata* is the most common and widespread species; it occurs in every zoogeographic region and as far north as Alaska and as far south as Australia. It has been transported by man in recent times, judging from the fact that no geographical isolates have been found in any part of its wide range. In various parts of the world are species closely allied to *alternata*. Each species with a limited range which is overlapped by that of *alternata*. *P. lativentris* is found in Europe and North America; *alternicula* in the southern United States and Mexico; *pseudalternata* in Hawaii and possibly Australia; and *acanthostyla* in Micronesia and Taiwan. The separate elements have become isolated and evolved from an *alternata*-like ancestor. Since that speciation has occurred, *alternata* has become widely dispersed into areas from which it was formerly excluded and is now sympatric with all of its allied species.

REFERENCES

- CARPENTER, F. M. 1953. The geological history and evolution of insects. Amer. Sci. 41 (2): 256—270. — DARLINGTON, P. J. jr., 1957. Zoogeography: the geographical distribution of animals. John Wiley & Sons, Inc., N. Y. 675 pp. — EDMUNDS, G. F. jr., 1957. The systematic relationships of the Palaeantarctic *Siphonuridae* (including *Isonychiidae*) (*Ephemeroptera*). Proc. Ent. Soc. Washington, 59: 245—46. — EMERSON, A. E. 1955. Geographical origins and dispersions of termite genera. Fieldiana: Zool. 37: 465—521. — FAIRCHILD, G. B. 1951. Some nomenclatorial notes on *Psychodidae* (*Diptera*). Bull. Brooklyn Ent. Soc. 46: 10—18. — FAIRCHILD, G. B. 1955. The relationships and classification of the *Phlebotominae* (*Diptera, Psychodidae*). Ann. Ent. Soc. America, 48: 182—196. — GRESSITT, J. L. 1957. Zoogeography of insects. Ann. Rev. Ent. 3: 207—230. — GRESSITT, J. L. and N. A. WEBER. 1959. Bibliographic introduction to Antarctic-Subantarctic Entomology. Pac. Ins. 1: 441—480. — MACKERRAS, I. M. 1950. The zoogeography of the *Diptera*. Austral. Jour. Sci. 12: 157—61. — MACKERRAS, I. M. 1954. The classification and distribution of *Tabanidae* (*Diptera*). I. General Review. Austral. Jour. Zool. 2: 431—454. — MACKERRAS, I. M. 1957. *Tabanidae* (*Diptera*) of New Zealand. Trans. Roy. Soc. N. Zeal. 84 (3): 581—610. — QUATE, L. W. 1960. Differing patterns of dispersal and evolution in two insect families of Micronesia (*Diptera Empididae* & *Psychodidae*). Proc. Cent. Bicent. Congr. Biol., Singapore, 1958, pp. 128—136. — ROSS, H. H. 1956. Evolution and classification of the mountain caddisflies. Univ. Illinois Press, 13 pp.

AUTOGENY IN PANAMANIAN PHLEBOTOMUS SANDFLIES

PHYLLIS T. JOHNSON

Manuskript nicht eingegangen

ABSTRACT

In connection with leishmaniasis studies at Gorgas Memorial Laboratory, Panama, several species of Panamanian *Phlebotomus* sandflies have been established and maintained in successive laboratory cultures. It has been found that several species occasionally lay eggs without a previous blood meal. This phenomenon occurs most frequently in *P. gomezi* Nitz. and we have several autogenous strains of this species, including one now in the ninth laboratory generation. Two other species *P. sanguinarius* Fairchild and Hertig and *P. panamensis* Shannon, have produced fertile eggs without a blood meal, but in neither case did the next generation produce eggs autogenously.

Results of ocurrent work suggest that one autogenous strain of *P. gomezi* will not produce fertile eggs when crossed with an anautogenous strain having the same number of laboratory generations. Further genetic experiments are now in progress.

SIMULIES (DIPT. SIMULIIDAE) DE TAHITI

Remarques sur la classification des Simuliidae

PAUL GRENIER et JEAN RAGEAU

Institut Pasteur de Paris et Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer

F. W. Edwards a publié en 1927 et 1935 deux courtes notes qui ont constitué jusqu'ici les seules études consacrées aux simulies de Tahiti. Il a signalé alors la présence dans cette île de trois espèces endémiques: *Simulium tahitiense* Edw., 1927; *S. cheesmanae* Edw., 1927 et *S. oviceps* Edw., 1935. Cette dernière, remarquable par sa larve à tête ovoïde, à prémandibules réduites, constituait le premier exemple de larve de similie à l'aspect dit « chironomidien » dont d'autres exemples ne devaient être retrouvés que beaucoup plus tard et constituer les genres *Gymnopais* Stone, 1949 et *Twinnia* Stone et Jamnback, 1955.

A l'occasion de deux courts passages à Tahiti, l'un de nous (J. R.) a pu effectuer quelques récoltes de larves, nymphes et imagos. Ce matériel nous a permis de compléter les courtes descriptions données par Edwards qui n'a eu, notamment, en sa possession aucun mâle de ces espèces.

Cette étude nous a amenés à formuler quelques observations sur la parenté de celles-ci, sur leur position systématique et, en examinant le cas posé par la larve de *S. oviceps*, à discuter les grandes lignes de la classification des *Simuliidae*.

Les trois espèces que nous avons étudiées de Tahiti appartiennent au genre *Simulium* et, si l'on considère leurs caractères imaginaires, au sous-genre *Eusimulium* Roubaud, tel qu'Edwards (1931—1934) l'a défini. Elles possèdent en effet une pilosité sur R., un basitarse I peu aplati et les griffes des femelles présentent un processus basal très développé.

Cependant, en 1935, l'auteur anglais faisait remarquer que les trois espèces tahitiennes de même que les espèces signalées des îles Marquises, constituaient un groupe distinct à l'intérieur du sous-genre *Eusimulium*.

En 1953, Freeman et de Meillon (p. 38—43) rediscutant la question si controversée de la validité de ce sous-genre, arrivaient à la conclusion qu'il était préférable d'abandonner les noms de *Simulium* et *Eusimulium* et classaient les espèces éthiopiennes en deux divisions A et B dans le seul genre *Simulium*.

Si l'on admet cette classification, les trois espèces tahitiennes se placeraient dans la division A (qui paraît la plus primitive et correspond dans l'ensemble à *Eusimulium*) à l'exception par leurs genitalia mâles et l'appareil respiratoire nymphal: paramères portant un unique crochet très long; spermathèque des femelles sans ornementation; organe respiratoire nymphal constitué de 8 (ou parfois 7 chez *Simulium* sp. qui est peut-être *S. cheesmanae* Edw.) filaments grêles; plaque ventrale de l'édéage mâle quadrangulaire; griffe femelle munie d'un fort processus basal. A l'intérieur de la division A, elles se placeraient dans le groupe I (groupe de *S. alcocki* Pomeroy) par les styles mâles se rétrécissant graduellement.

Nous ajouterons que ces trois espèces, par la forme des styles (qui sont cylindro-coniques et non pas en « botte »), ne peuvent entrer dans le sous-genre *Eusimulium* tel qu'il a été redéfini par Rubtsov (1956); en outre les larves de ce sous-genre sont, de façon constante, pourvues d'une paire de processus ventraux coniques à l'extrémité de l'abdomen, processus dont sont complètement dépourvues les larves de *S. tahitiense*, *S. oviceps* et *Simulium* s. (= *cheesmanae*?).

Les espèces tahitiennes paraissent étroitement apparentées; les nymphes sont en effet extrêmement voisines par leurs appareils respiratoires. Par contre, si l'on considère les larves de *S. oviceps* et *S. tahitiense*, on est frappé, malgré certains caractères communs (présence de soies tégumentaires identiques), par la dissemblance des capsules céphaliques alors que, chez *tahitiense*, la tête est du type simulidien normal avec des prémandibules

très développées, chez *oviceps* au contraire, la tête est du type dit « chironomidien » et pourvue de prémandibules extrêmement réduites. Ainsi que le faisait remarquer Edwards dès 1935, si l'on ne tenait pas compte des caractères imaginaires chez cette espèce très proche de *tahitiense*, on serait tenté de la considérer, d'après sa morphologie larvaire, comme appartenant à un genre différent.

Or, près de vingt-cinq ans après ce travail d'Edwards, deux genres nouveaux ont été décrits, très primitifs par leurs caractères imaginaires (nervation alaire du type *Prosimulium*, absence de pédisulcus et de calcipala), nymphaux (cocons imparfaits ou même inexistantes) et dont les larves sont remarquables par leur tête ovale, « chironomienne », complètement dépourvue de prémandibules et possédant des mandibules et maxilles plutôt râcleuses que broyeuses. Ce sont les genres *Gymnopais* Stone, 1949 de Sibérie orientale et de l'Alaska, avec 5 espèces et *Twinnia* Stone et Jamnback, 1955 avec deux espèces d'Amérique du Nord et une espèce d'Europe centrale (Novak, 1957). Ils ont été réunis par Rubtzov (1956) dans la même sous-famille des *Gymnopauidinae* alors que les auteurs américains les placent dans la sous-famille des *Prosimuliinae*.

L'étude de *S. oviceps* suggère quelques réflexions qui ne sont peut-être pas dénuées de tout intérêt en ce qui concerne la classification générale des *Simuliidae*.

En effet, la sous-famille des *Gymnopauidinae* Rubtzov se définit essentiellement, comme l'a fait remarquer récemment Novak, par des caractères larvaires alors que, par leurs caractères imaginaires, les représentants des genres *Gymnopais* et *Twinnia* sont incontestablement des *Prosimuliinae*. Or, si l'on tient compte seulement de sa morphologie larvaire (forme générale du corps, tête ovale, labre, mandibules et maxilles d'un type intermédiaire entre le type broyeur et le type râcleur), *S. oviceps* évoque irrésistiblement les deux genres très primitifs. En fait, l'espèce appartient à un genre très évolué: le genre *Simulium*, alors qu'on pouvait s'attendre à trouver chez les imagos des caractères primitifs.

On ne peut songer, c'est évident, à nier le caractère primitif (prouvé par leurs particularités imaginaires) des genres *Gymnopais* et *Twinnia*. Mais, en ce qui concerne *S. oviceps*, il faudrait peut-être supposer un retour accidentel, voire tératologique, au type larvaire primitif?

Une telle constatation nous amène à penser qu'il est préférable, lorsqu'il s'agit de diviser la famille des *Simuliidae* en sous-familles et tribus, de faire intervenir en premier lieu les caractères morphologiques imaginaires communs aux deux sexes (nervation alaire, nombre de segments antennaires, pédisulcus, calcipala) plutôt que des caractères larvaires.

C'est pourquoi nous sommes enclins à revenir, en ce qui concerne les divisions de la famille, à des idées plus conservatrices et nous pensons qu'il serait souhaitable de prendre comme base de discussion la classification proposée par Edwards (1931 et 1934) en sous-familles et tribus.

Nous garderions ainsi, peut-être provisoirement, la sous-famille des *Parasimuliinae* Edw. dont le seul genre connu, *Parasimulium* Malloch, est vraiment « à part » si toutefois l'individu qui a servi à sa description n'est pas un spécimen anormal (intersexué?).

Quant à la sous-famille des *Simuliinae* Edw., il nous paraît légitime de la diviser, comme ont fait Stone et Jamnback (1956, p. 16), en *Prosimuliinae* Enderlein (s. str.) et en *Simuliinae* Edw. (s. str.). La sous-famille des *Prosimuliinae*, ainsi conçue, aurait l'avantage de grouper les genres qui sont incontestablement par leur nervation alaire du type *Prosimulium*, c'est-à-dire les deux genres très apparentés: *Gymnopais* Stone et *Twinnia* Stone Jamnback et le genre *Prosimulium* Roubaud.

De la tribu des *Prosimuliini* Edw. que nous conserverons, nous séparerons le genre *Leptophia* Enderlein (que Shewell a introduit aussi dans les *Prosimuliinae*) et nous le

placerons, comme l'ont fait Stone et Jamnback, dans les *Simuliinae*. Cette sous-famille pourrait être alors divisée en trois tribus séparables comme suit:

Sous-famille *Simuliinae* Edwards (s. str.).

Nervures antérieures portant deux types de macrotriches, c'est-à-dire des soies mélangées à des spiniformes, ceux-ci plus ou moins développés, très rarement absents (comme chez *Cnephia fergusonii* Tonnoir mais, dans ce cas *Rs* simple). *Rs* non bifurqué ou avec une fourche très courte ou un simple élargissement de son extrémité. Calcipala présent; pédiculcus absent ou plus ou moins net. Larve à tête normale, sauf *S. oviceps* Edw. de Tahiti qui possède une tête ovoïde à éventails très réduits. Trois tribus:

- a) *Cnephini* n. tr.: pédiculcus absent ou très peu marqué. *Cu* 2 sinueuse. Cellule basale présente. Deux genres:
 - g. *Greniera* Doby et David: *Rs* avec une fourche très courte. Antenne de 10 articles (Paléarctique).
 - g. *Cnephia* Enderlein: *Rs* simple ou légèrement élargi dans sa région distale. Antennes de 11 articles (Cosmopolite).
- b) *Austrosimuliini* Edw.: pédiculcus absent + *Cu* 2 droite et antennes de 11 articles ou bien: pédiculcus présent + *Cu* 2 sinueuse et antennes de 10 (parfois 9) articles. *Rs* simple. Larve: chaque branche antérieure du sclérite anal porte un processus revenant en arrière. Deux genres:
 - g. *Gigantodax* Enderl.: pédiculcus absent + *Cu* 2 droite. Antennes de 11 articles. Cellule basale absente. Basitarse postérieur particulièrement long, le tibia également (Néotropical).
 - g. *Austrosimulium* Tonnoir: pédiculcus présent. *Cu* 2 nettement sinueuse. Antennes de 10 articles (parfois 9). Cellule basale présente mais peu nette (Néotropical et Australien).
- c) *Simuliini* Edw.: pédiculcus net. *Cu* 2 sinueuse. Antennes de 11 articles. Cellule basale absente. *Rs* simple. Un seul genre:
 - g. *Simulium* Latreille (Cosmopolite).

L'autre question posée par la tête dite « chironomidienne » des Simulies des genres *Gymnopsis*, *Twinnia* et de l'espèce *S. (Eusimulium) oviceps* Edw. est celle de la position des *Simuliidae* à l'intérieur du sous-ordre des Nématocères et de l'origine de cette famille.

Pour Shewell (1956) il est généralement admis que les *Simuliidae* sont le plus étroitement apparentés aux *Chironomidae* (*Tendipedidae*) et cet auteur pense que l'idée d'une étroite parenté entre les deux familles est considérablement renforcée par les particularités larvaires observées chez les genres archaïques *Gymnopsis* et *Twinnia*. Mais on peut demander si la forme ovoïde de la tête larvaire est l'apanage exclusif des larves de *Chironomidae* et de ces genres de Simulies. Il nous semble que la forme dite « chironomidienne » ou, plus exactement, ovoïde est assez fréquente chez les larves de Nématocères qui possèdent des prémandibules peu développées. C'est ainsi qu'on la retrouve chez *Biblio*, chez les *Tipulidae* (*Holorusia*), des *Ceratopogonidae* (*Culicoïdes*), les *Psychodidae* (*Ulomyia*) et aussi de façon particulièrement nette dans le sous-ordre des Brachycères s. s. chez *Thereva*. Par contre la tête est quadrangulaire ou, tout au moins, élargie chez les larves ayant des prémandibules très développées: celles des *Culicidae*, *Dixidae*, *Simuliidae* ou chez les larves à antennes préhensiles, actionnées par une musculature puissante (*Chloroborinae*). Chez les larves de *Simuliidae* archaïques (*Gymnopsis*, *Twinnia*) dépourvues de prémandibules et chez l'espèce qui a présenté secondairement, tératologiquement peut-être, une réduction de ces prémandibules, il n'est donc pas surprenant de constater un retour à la forme primitive de la larve « nématocérienne ».

La forme ovoïde de la tête ne nous paraît pas un argument absolument convaincant en faveur d'une parenté étroite des *Chironomidae* et des *Simuliidae*. La position systématique de cette famille est discutée depuis longtemps. Nous rappellerons les idées émises successivement à propos de la phylogénie des *Simuliidae*. A la suite d'une étude qu'il avait consacrée en 1925 aux prémandibules des Nématocères, Goetghebuer arrivait à la conclusion qu'on ne pouvait faire descendre les *Chironomidae* du même phylum que les *Culicidae*, *Dixidae* et *Simuliidae* ainsi que le pensait de Meijere. Bezzi faisait dériver les *Simuliidae* des *Blepharoceridae*, Malloch des *Bibionidae*. Certains auteurs les ont même introduites dans la superfamille des *Bibionoidae*. Osten-Sacken (1884) les considérait comme des *Nematocera anomala* (= Paranématocères d'auteurs plus modernes) qu'il opposait aux *Nematocera vera* (= Eunématocères). D'autres systématiciens ont placé les *Simuliidae* dans les Brachycères métagnathes, groupe intermédiaire entre les Nématocères et les Brachycères métarrhynques (cf. Séguy, 1924). Tout cela traduit de façon évidente la gêne des classificateurs.

Par la suite, en 1948, paraissaient les travaux de Cazal établissant que, chez les insectes, les différents types structuraux observés dans la disposition du complexe sympathico-endocrine étaient en accord avec les données tirées des classifications phylogénétiques modernes (Martynov, Lameere, Jeannel). A la faveur de ce travail, l'un de nous a pu établir (P. Grenier, 1948) que chez la larve de *Simulium* sp. (*S. costatum* Fries ou *ornatum* Meig.) ce complexe était disposé suivant un type annulaire complet autour de l'aorte et que ce type très évolué constituait le type III des Nématocères, s'ajoutant au type I (*Tipula*) et au type II (*Psychoda*, *Phlebotomus*, *Culex*, *Chironomus*) déjà décrits par Cazal. Il s'agit donc là d'un type transitionnel absolument semblable à ce qui a été décrit par cet auteur chez l'imago de *Tabanus* et annonçant l'anneau de Weisman réalisé chez les larves de Cyclorhaphes.

C'est pourquoi nous considérons cette disposition du complexe endocrine rétro-cérébral comme un argument s'ajoutant à ceux déjà connus (aspect général muscoïde, antennes, dimorphisme sexuel oculaire, pièces buccales, structure des haltères) et suivant lesquels les *Simuliidae* constituent une famille évoluée de Nématocères annonçant les Brachycères Brachycères Orthorhaphes des auteurs admettant encore la vieille classification de Brauer).

BIBLIOGRAPHIE

- CAZAL (P.) 1948 — Les glandes endocrines rétro-cérébrales des insectes (étude morphologique). Bull. biol. France Belg., suppt. 32: 227 p. — EDWARDS (F. W.) 1927 — Diptera Nematocera from the South Pacific collected by the St George Expedition, 1925. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2, 20: 236—244. — EDWARDS (F. W.) 1932 — Marquesan *Simuliidae*. Bull. P. Bishop Mus. 98: 103—109. — EDWARDS (F. W.) 1935 — Tahitian *Simuliidae*. Ibid. 113: 35—38. — FREEMAN (P.) & de MEILLON (B.) 1953 — *Simuliidae* of the Ethiopian Region. Brit. Mus. Nat. Hist.: 224 p. — GOETGHEBUER (M.) 1924 — Contribution à l'étude des prémandibules chez les larves de Diptères Nématocères. Encycl. ent. (B) II, Diptera, 1 (3—4): 142—152. — GRENIER (P.) 1949 — Contribution à l'étude biologique des *Simuliidae* de France. Physiol. Comp. et Oecologia 1 (3—4): 165—330. — GRENIER (P.) et RAGEAU (J.) 1960 — Simulies (Dipt. *Simuliidae*) de Tahiti. Bull. Soc. Path. exot. 53 (4) sous presse. — NOVAK (V. J. A.) 1957 — *Twinnia hydroides* sp. n. (Diptera *Simuliidae*) ein Vertreter der Unterfamilie *Gymnomyiinae* Rubt. in Europa. Zool. Anz. 159 (7—8): 168—174. — RUBTZOV (I. A.) 1956 — *Simuliidae*. Faune de l'U.R.S.S., Diptères 6 (6). Moscou, Leningrad. — SHEWELL (G. H.) 1958 — Classification and distribution of Arctic and Subarctic *Simuliidae*. Proc. 10th. Intern. Congr. Ent. (1956): 1: 635—643. — SMART (J.) 1945 — The classification of *Simuliidae* (Diptera). Trans. R. Ent. Soc. Lond. 95 (8): 463—532. — STONE (A.) 1949 — A new genus *Simuliidae* from Alaska. Ent. Soc. Wash. 51: 260—267. — STONE (A.) & JAMNBACK (I. A.) 1955 — The black-flies of New York State (Diptera *Simuliidae*). N. Y. State Mus. Bull. 9: 1—144.

THE CHIRONOMIDAE OF THREE CHALK STREAMS IN SOUTHERN ENGLAND

R. E. HALL

Department of Zoology, Southampton University

There have been very few investigations of the Chironomid fauna of the lower reaches of rivers. Nietske (1938) recorded 74 species from the Kossau and three other rivers in Schleswig-Holstein. Of these, 29 were members of the family *Orthoclaadiinae*, while 21 belonged to the *Tanytarsariae*. The results obtained by Berg (1948) on the river Susaa were essentially the same, members of the *Tanytarsariae* and *Chironomariae* figuring prominently in the generic lists given.

At the time the author initiated the work in 1950 no detailed information was available for the Chironomid fauna of the lower reaches of British rivers, although it was known that the *Chironomidae* frequently formed a high proportion of the fauna. This initial work was in the form of a comparative study of the Chironomid bottom fauna in a Chalk stream and a group of acid streams: the details of this work have already been published (Hall, 1951). The essential points are now summarized, since this work provided the starting point for the later investigations now to be described.

Samples were taken from three types of bottom in both chalk and acid streams. Of the 23 species recorded 10 were taken from acid streams only, seven were taken from both types, and six were recorded from the chalk stream only. The investigation was essentially a qualitative one at this stage, and in general the numbers recorded were too small for any particular significance to be attached to the differences. However, the occurrence of very large numbers of *Tanytarsus subviridis* Goet. appeared to indicate that they were suited by Chalk stream conditions. The other species occurring in some numbers, *Chironomus* (*Paratendipes*) *albimanus* Mg. occurred in rather greater numbers from the acid stream samples, and this species was found in two of the three types of sub-stratum, as against one in the chalk stream.

The next stage of the work was a more detailed and quantitative investigation by R. A. Tribbeck, collaborating with the author, on the Chironomid fauna of a small chalk stream, the river Hamble. This work involved the examination, over a period of two years, of a series of quantitative samples taken from five stations, including mud, gravel, and weed. A total of 50 species of larvae were recorded from the various stations and, in addition, some 19 species of imagines were taken; these latter could not however, be correlated with particular habitats. Table 1 illustrates the distribution of the various families in the habitats named.

It will be noticed that in the well aerated stations (gravel and weed) the *Orthoclaadiinae* predominated: only a few of these were found in the mud.

Five stations were studied in this survey. The first two corresponded closely to the type 1 and type 2 habitats (gravel and mud) of the author's earlier study. The third station also had a sand/Gravel substratum, but there were certain chemical differences in the water, p_H ranging from 6.8—7.0 instead of being approximately 8.0 as in the other cases. The species list for this station showed certain differences.

The fourth habitat was a specialized type, sharply circumscribed. It was in the form of a flat, gently sloping pavement of broad steps, over which a very shallow film of water flowed. The pavement was generally carpeted with *Cladophora* spp. and *Fontinalis antipyretica*. Flow of water over the pavement was rapid and in character the habitat very closely approached the moss habitats investigated by Frost and Humphries (1937). The Chironomid fauna, with the exception of one species, *Chironomus nervosus* Staeg., consisted of *Orthoclaadiinae*, very largely species of *Hydrobaenus*.

Table 1.

Showing the number of species of each family of larvae taken from the three chief types of sub-stratum

	<i>Tanypodinae</i>	<i>Orthocladiinae</i>	<i>Diamesinae</i>	<i>Chironominae</i>
Gravel	2	6	1	0
Mud	4	3	1	15
Weed	0	13	0	1

The fifth habitat was a pool with a substratum of fine sand. This pool was at the uppermost limit of the tidal section of the river. The changes in water level, which resulted in the sandy banks being alternately flooded and exposed to the air, were the result of the "piling up" of fresh water above the tidal inflow rather than an influx of salt water. This was clearly indicated by salinity tests. The Chironomid fauna consisted very largely of *Chironomariae*.

Further investigations were carried out by J. B. Ford, in association with the author, on the River Test, a well known and typical Hampshire Chalk stream. This was a more detailed study of a group of species in a few closely associated habitats in a disused carrier stream of an abandoned water meadow system. The stream is alkaline: the main river at this point appears to be the equivalent of the lower portion of Thienemann's "Salmoniden-region", which he named the "Aschenregion". The oxygen concentration was always high, and the water was practically always supersaturated.

It was necessary to develop special sampling techniques to satisfy the following needs. Firstly, since there were preliminary indications that the young larvae were highly aggregated, it was important that samples should not be so large as to obscure the aggregation. Secondly, since the areas of mud to be sampled were comparatively small, frequent removal of large samples would have caused an alteration of the habitat. Again, because of the time-consuming nature of the sieving process, it was important that the sampler should not cover a greater area, or penetrate to a greater depth than was necessary. It was also essential that the area sampled should be constant throughout the depth of the sample. A grab which satisfied these needs was developed and has been described elsewhere (Ford and Hall, 1958). Sampling boxes which made possible the estimation of the larval population at each successive centimetre of depth were also developed (Ford, 1957).

Some 38 species were taken, of which 19 were recorded as larvae. 15 of these species had not been recorded in the previous two investigations. The *Tanypodinae* and *Orthocladiinae* were both fairly numerous in terms of species; the *Chironominae* were predominantly represented by *Tanytarsariae*.

The species important in this study were those found in the mud, and of these four were outstanding in frequency and formed the subject of a detailed investigation. These were *Anatopynia trifascipennis* (Zett.), *Procladius choreus* (Meig.), *Clinotanypus nervosus* (Meig.) and *Prodiamesa olivacea* (Meig.). The very striking feature of the fauna in this habitat was the dominance of the sub-family *Tanypodinae*; the three most important species belong to this group.

The life-histories of these four species were worked out by following monthly changes in percentages of the various larval stages occurring in the samples. It appears that *Procladius choreus*, *Anatopynia trifascipennis* and very probably *Prodiamesa olivacea* are bivoltine, while *Clinotanypus nervosus* is univoltine. Water temperatures clearly are

important in their influence on the duration of larval development. Some data also suggested that the effects of water temperature might differ in the two sexes; males of *Prodiamesa olivacea* and *Clinotanypus nervosus* tended to emerge earlier than the females.

Information was obtained on spatial distribution of the different larval stages. *P. choreus* and *A. trifascipennis* were randomly distributed in the late larval stages, though in all four species the young larval stages were appreciably aggregated.

Investigations of the total numbers of larvae found in the mud, and of the seasonal changes in abundance of the four main species showed that *Procladius choreus* was the most numerous, and was followed in order of decreasing abundance by *A. trifascipennis*, *C. nervosus* and *P. olivacea*.

The density of the Chironomid population was higher than those recorded for populations found in the majority of lake deposits, but was comparable with the few data available from normal unpolluted rivers. Thus the total Chironomid population had an average density of 400—500 larvae per 1/10 sq. m. About 75% of this population was made up either of *P. choreus* or *A. trifascipennis*. Seasonal changes in densities of the two species are summarized as follows.

In the summer larvae of *P. choreus* are dominant, mainly as young stages. Their distribution is aggregated, making an estimate of density difficult, but they were certainly several times more abundant than the other species present. During the winter the larvae of *A. trifascipennis* form a greater proportion of the community, not so much due to an increase in their numbers, but rather to a decrease in the numbers of *P. choreus*. Both species were present in similar numbers during this period. The mean population density for *A. trifascipennis* for the period November-February was 183 ± 44 per 1/10 sq. m. and that for *P. choreus* for November-March was 186 ± 59 per 1/10 sq. m. The population density of *C. nervosus* was only about one third that of the above species: a maximum of 80 per 1/10 sq. m. was recorded when young stages were in the mud. *P. olivacea* was spasmodic in its appearance and seldom exceeded 30—40 per 1/10 sq. m.

Surveying the results from these three related surveys it can be seen from Table 2 that of the British Chironomid fauna of some 380—400 species (Coe, 1950) some 57 species were recorded, mainly from Chalk streams. The list comprised 9 species of *Tanypodinae*, 21 species of *Orthocladiinae* and 26 *Chironominae*. There was also one species of *Diamesinae*. In all the investigations the substrata sampled included gravel, fine silt, and mud, and in one case weeds were sampled. Specialized habitats were also sampled: a number of species were recorded from these habitats only. This probably accounts for the considerably larger species list from the Hamble, where two specialized habitats were sampled.

Only three species were taken in all three surveys: they were the Tanypodines *A. nebulosa*, *A. trifascipennis* and *P. choreus*. *A. trifascipennis* was found mainly in mud and also in fine sandy gravel containing organic material. *A. nebulosa* was found in gravel and silt. *P. choreus* was also found in both gravel and mud, and also in mud which was periodically uncovered.

Two points from Table 2 call for comment. Of the 13 species of *Hydrobaenus* ten were recorded only from the Hamble. This may be explained by the presence of one rather specialized habitat from which 6 species, which were not recorded elsewhere, were taken. The second point was the occurrence of a number of species of *Chironomus* (sensu stricto) and *Cryptochironomus* which, with the exception of *C. dorsalis*, were not found elsewhere than in the Hamble. This may reflect the greater depth of mud in the station sampled in the Hamble, compared with those on the Itchen and the Test.

Table 2.

Showing the species of larvae taken from three chalk streams.

	Itchen	Hamble	Test		Itchen	Hamble	Test
TANYPODINAE.				CHIRONOMINAE			
<i>Pentaneura carnea</i> Fab.			×	<i>Chironomus (Pentapedilum) flavipes</i>	×		
<i>Pentaneura monilis</i> Linn.			×	Mg.			
<i>Pentaneura lentiginosa</i> Fries			×	<i>Chironomus dorsalis</i> Mg.		×	×
<i>Anatopynia nebulosa</i> Mg.	×	×	×	<i>Chironomus cingulatus</i> Mg.		×	
<i>Anatopynia trifascipennis</i> Zett.	×	×	×	<i>Chironomus riparius</i> Mg.		×	
<i>Anatopynia notata</i> Mg.	×			<i>Chironomus dissidens</i> Walk.		×	
<i>Procladius choreus</i> Mg.	×	×	×	<i>Chironomus nervosus</i> Staeg.		×	
<i>Clinotanypus nervosus</i> Mg.		×	×	<i>Chironomus camptolabis</i> Kieff.		×	
<i>Tanypus punctipennis</i> Mg.		×		<i>Chironomus psittacinus</i> Meig.		×	
DIAMESINAE.				<i>Chironomus albofasciatus</i> Staeg.		×	
<i>Prodiamesa olivacea</i> Mg.	×	×	×	<i>Chironomus pseudotener</i> Goet.		×	
ORTHOCCLADIINAE				<i>Chironomus (Paratendipes) albimanus</i>			
<i>Brillia modesta</i> Mg.	×	×		Meig.	×	×	
<i>Hydrobaenus rufiventris</i> Mg.		×	×	<i>Chironomus (Microtendipes) pedellus</i>			
<i>Hydrobaenus excerptus</i> Walk.	×	×		Degeer		×	×
<i>Hydrobaenus ephemerae</i> Kieff.			×	<i>Chironomus (Microtendipes) nitidus</i>	×	×	
<i>Hydrobaenus effusus</i> Walk.		×		Meig.			
<i>Hydrobaenus rubicundus</i> Mg.		×		<i>Chironomus (Polypedilum) convictus</i>			×
<i>Hydrobaenus gracei</i> Edwards		×		Walk.			
<i>Hydrobaenus verralis</i> Edwards		×		<i>Chironomus (Polypedilum) nubeculo-</i>		×	
<i>Hydrobaenus ilkleyensis</i> Edwards		×		sus Mg.			
<i>Hydrobaenus hospitis</i> Edwards		×		<i>Tanytarsus (Micropsectra) brunnipes</i>			
<i>Hydrobaenus brevicar</i> Kieff.		×		Zett.		×	×
<i>Hydrobaenus calvescens</i> Edwards		×		<i>Tanytarsus (Micropsectra) subviridus</i>			
<i>Hydrobaenus pratorum</i> Goet.		×		Goet.	×	×	
<i>Hydrobaenus flexuellus</i> Edwards		×		<i>Tanytarsus (Micropsectra) atrofascia-</i>			×
<i>Chienemaniella lutea</i> Edwards		×		tus Kieff.		×	
<i>Orynoneura lobata</i> Edwards		×		<i>Tanytarsus verruculosus</i> Goet.		×	
<i>Orynoneura scutellata</i> Winnertz		×	×	<i>Tanytarsus eminulus</i> Walk.	×	×	
<i>Tricotopus bicinctus</i> Mg.		×	×	<i>Tanytarsus ejuncidus</i> Walk.		×	
<i>Tricotopus obtexens</i> Walk.		×	×	<i>Tanytarsus arduennensis</i> Goet.		×	
<i>Tricotopus sylvestris</i> Fab.		×	×	<i>Tanytarsus excavatus</i> Edwards		×	
<i>Tricotopus sylvestris</i> var. <i>ornatus</i> Mg.		×		<i>Tanytarsus verralis</i> Goet.		×	
<i>Tricotopus flavocinctus</i> Kieff.		×		<i>Tanytarsus atridorsum</i> Kieff.		×	
				<i>Tanytarsus retusus</i> Goet.	×		

REFERENCES

BERG, K. (1948). Biological Studies on the River Susaa. Folio limnol. scand. No. 8. —
OE, R. L. (1950). Handbooks for the identification of British Insects. Deptera 2. Nematocera.
ol. IX. Pt. 2. — FORD, J. B. (1957). A study of the biology and distribution of mud-dwelling
ironomid larvae in a chalk stream. Ph. D. thesis, University of Southampton. — FORD, J. B.
and HALL, R. E. (1958). A grab for quantitative sampling in stream muds. Hydrobiologia,
ol. XI, No. 3—4. — HALL, R. E. (1951). Comparative observations on the chironomid fauna of
chalk stream and a system of acid streams. J. Soc. Brit. Ent., 3, Pt. 6. — HUMPHRIES, C. F.
and FROST, W. E. (1937). River Liffey Surves. The Chironomid fauna of submerged mosses. Proc.
Irish Acad. XLIII, Sec. B 11. — NIETZKE, G. (1938). Die Kossau. Hydrobiologisch-fauni-
sche Untersuchungen an schleswig-holsteinischen Fließgewässern. Arch. Hydrobiol. (plankt.). 32.

DIE ONTOGENETISCHEN VERÄNDERUNGEN IN DER MORPHOLOGIE DER CHIRONOMIDENLARVEN (Diptera, Chironomidae)

N. S. KALUGINA

Zoologisches Museum der Moskauer Staatlichen Universität

Die Chironomidenlarven gehören zu den Massenvertretern vieler kontinentaler Gewässer. Sie spielen eine große Rolle in der Nahrung benthosfressender Fische.

In der Gegenwart sind einige Chironomiden genauer bekannt, von denen man die Larven bis zur Gattung bzw. Artgruppe bestimmen kann. Es existieren auch Bestimmungstabellen einiger Artengruppen und einiger Gattungen, nach denen die Larven determiniert werden können. Diese Bestimmungstabellen sind auf Grund der Merkmale, die den erwachsenen Larven eigen sind, aufgestellt worden. Die Bestimmung der zu den jüngeren Stadien gehörenden Larven gelingt nach solchen Tabellen nicht immer, da die Chironomidenlarven im ontogenetischen Prozeß einigen morphologischen Veränderungen unterliegen.

Den Chironomiden sind vier Larvenstadien eigen. Fast alle Autoren, die die Morphologie der Larven des 1. Stadiums mit der Morphologie der Larven des 4. Stadiums verglichen haben, erwähnen das Vorhandensein wichtiger morphologischer Unterschiede. Dabei stellen verschiedene Autoren den Prozeß der morphologischen Entwicklung der erwachsenen Larve verschieden dar. Einige sehen in diesem Prozeß die allmähliche Abstufung morphologischer Merkmale, die anderen aber halten die erste Larvenhäutung für die einzige Etappe des morphologischen Werdeganges.

Auf Grund einer Verallgemeinerung literarischer Angaben sowie einiger Beobachtungen der Entwicklung von 17 Chironomidenarten sind wir zu dem Schluß gekommen, daß während der ganzen Entwicklungsperiode der *Chironomidae*-Larven morphologische Veränderungen vor sich gehen. Ihrem Charakter nach sind diese Veränderungen nicht gleichwertig. Wir teilen sie in vier verschiedene Gruppen ein.

Die 1. Gruppe schließt die Veränderungen ein, die mit dem Wechsel des morphologischen Larventypus verbunden sind und zeitlich mit dem Übergang zum 2. Larvenstadium zusammenfallen. Bei den meisten Chironomidenarten unterscheiden sich die neugeschlüpften Larven morphologisch so kraß von den Larven der drei nachfolgenden Stadien, daß man von zwei morphologischen Typen bei diesen Arten sprechen kann. Der Übergang zum 2. morphologischen Typus kann schon am Ende des ersten Stadiums beginnen und während der ersten Larvenhäutung vollendet werden. Die Gattungsmerkmale der Larven des ersten morphologischen Typus unterscheiden sich von den Gattungsmerkmalen der Larven des 2. morphologischen Typus. So spielen bei der Diagnostizierung der Larven der Subfamilie *Chironominae* eine große Rolle solche Gattungsmerkmale, wie die Zahl der Antennenglieder, die Lage der Lauterbornschen Organe an der Antenne, die Form des Mittelzahnes des Submentums, die Zahl der Seitenzähne des Submentums und das Verhältnis ihrer Abmessungen, die Zahl der Zähne an den Mandibeln usw. Die Larven des 1. Stadiums können sich nach diesen Merkmalen von den Larven der drei nachfolgenden Stadien wesentlich unterscheiden.

Die neugeschlüpften Larven sind nicht nur morphologisch, sondern auch biologisch eigenartig. Ihnen ist die positive Phototaxis und die Fähigkeit, sich im schwimmenden Zustand lange Zeit zu halten, eigen, die den erwachsenen Larven gewöhnlich fehlt. Sie schweben im Wasser, indem sie mit schnellen schlängelnden Körperbewegungen sich nach oben erheben oder passiv niedersinken. Für die Larven des 1. Stadiums ist auf den Abdominalsegmenten das Vorhandensein der langen, abstehenden Borsten typisch. Es scheint, als ob diese Borsten zur Verlangsamung des passiven Niedersinkens der Larven dienen und sie sich mit dere

Hilfe im Plankton halten. Die jungen Larven können im Schwimmzustand die Nahrungsteilchen schlucken. Biologisch ist der Sinn eines solchen eigenartigen Benehmens der neugeschlüpften Larven so zu verstehen, daß sie sich nach dem Verlassen der Laichablage ansiedeln und für die Entwicklung günstige Plätze suchen.

Der Zusammenhang zwischen einigen morphologischen und biologischen Besonderheiten der neugeschlüpften Larven ist besonders gut bei der engspezialisierten Art *Stenochironomus gibbus* F. ausgeprägt. Die erwachsenen Larven dieser Art sind nur zum Minieren des im Wasser faulenden Holzstoffes geeignet. Bei ihnen ist das gewöhnlich den Chironomidenlarven eigene Aussehen verlorengegangen, und sie sind den *Buprestidae*-Larven (*Coleoptera*), die auch im Holz minieren, ähnlich geworden. Die aus dem Holz herausgezogene Larven sind hilflos. Sie können weder schwimmen noch auf der Oberfläche des Substrates kriechen. Wie das Studium der Entwicklung von *St. gibbus* (Kalugina, 1959) gezeigt hat, haben die neugeschlüpften Larven dieser Art den für die Larven der Chironomiden typischen Körperbau, sie kriechen gut und schwimmen sehr schnell. Nachdem diese Larven das im Wasser faulende Holz gefunden haben und in diesem Stoff eingedrungen sind, ändern sie ihren Körperbau: ihre Brustsegmente vergrößern sich (werden breiter) und ihr dünnes Abdomen dehnt sich aus. Die aus dem Holz herausgezogene ältere Larve des 1. Stadiums unterscheidet sich nicht in ihrer Körperform von den Larven des 2., 3. und 4. Stadiums. Sie hat keine positive Phototaxis, ist auch fast unfähig auf der Oberfläche des Substrates zu kriechen und zu schwimmen. Diese Veränderungen des Körperbaus bei den Larven des 1. Stadiums ist ein Beispiel für den Beginn des Übergangs zum zweiten morphologischen Larventypus vor der ersten Häutung. Der Übergang wird bei der Häutung vollzogen, bei dem die Larve sich in dem Bau der Nachschieber, der Länge der Abdominalborsten und dem Bau der Mundteile ändert.

Die 2. Gruppe schließt die Veränderungen ein, die mit der allmählichen Formierung der Merkmale der erwachsenen Larve verbunden sind, und die sich im Laufe der ganzen Entwicklungsperiode vollziehen. Einige Organe ändern sich bei den Larven allmählich mit jedem Häuten, ebenso auch während der Perioden zwischen den Häutungen. Diesen Veränderungen unterliegen weder die Gattungs- noch die Merkmale der Artengruppen. Die feineren Merkmale aber, die zur Artdiagnostizierung der erwachsenen Larven gebraucht werden, können sich verändern. So ändert sich mit dem Alter allmählich bei den Larven das Verhältnis der Größen einiger Körperteile. Zum Beispiel nimmt mit jeder Häutung der Antennenindex (das Verhältnis der Länge des ersten Gliedes zu der Länge der anderen Glieder) zu. Nach diesem Merkmal kann man so genau wie nach der Größe des Kopfes bestimmen, zu welchem Stadium die Larve gehört. Allmählich ändert sich auch das Verhältnis der Länge und der Breite einiger Organe, wobei die Tendenz zu deren Verlängerung festzustellen ist. Die Zahl der kleinen Anhängsel vergrößert sich. Es steigt die Sklerotisierung der Kopfkapsel und die Konzentration des Hämoglobins in der Hämolymphe, und infolgedessen wird die Färbung der Larven intensiver. Obwohl die Mundwerkzeuge der Larven schon nach der ersten Häutung den für die Larven des 2. morphologischen Typus charakteristischen Bau bekommen, bleiben sie noch nicht vollkommen formiert. Mit den nachfolgenden Häutungen verkleinert sich die relative Höhe und Schärfe der Submentumzähne, nimmt die Sklerotisierung einiger einzelner Zähne zu oder ab, einige benachbarte Zähne nähern sich paarweise an usw.

Die 3. Gruppe schließt die nicht konstanten, provisorischen Veränderungen ein, deren Zyklus sich im Rahmen jedes Larvenstadiums wiederholt. Diese Veränderungen hängen mit dem Prozeß des Larvenhäutens und mit dem Abreiben der kutikularen Hülle der Larve zusammen. So nimmt während der Larvenhäutung die Konzentration des Hämoglobins in der Hämolymphe erheblich ab, wodurch auch die Färbung der frischgehäuteten Larve gewöhnlich heller wirkt als bei der Larve im Vorhäutungsstadium. Gegen Ende

dieses Stadiums wächst die Konzentration des Hämoglobins¹. Zum Vollenden des Stadiums ändert sich stark das Verhältnis der Größe des Kopfes und des Körpers der Larve: die relative Länge des Körpers verdoppelt sich. Die Kapsel des Kopfes der frischgehäuteten Larve ist gewöhnlich heller und schwächer sklerotisiert. Gegen Ende jedes Stadiums werden die Zähne der Mundteile der Larven etwas verbraucht, werden steifer und niedriger, ab und zu gehen die die Zähne voneinander trennenden Kerben verloren, die Zähne können auch abgebrochen werden. So kann z. B. bei den Larven von *Endochironomus impar* Walk. am Ende des Stadiums der geteilte mittlere Zahn abgerieben werden, die mittlere Kerbe geht verloren und der Zahn wird seinem Äußeren nach dem einfachen Zahne ähnlich. Auf solche Weise entsteht die Gefahr der Verwechslung der Larven dieser Art mit den Larven von *Endochironomus tendens* F. Besonders ist solch eine Deformation der Mundteile für die Larven, die überwintert haben, typisch.

Die 4. Gruppe schließt die Veränderungen der erwachsenen Larve des 4. Stadiums ein, die mit der bevorstehenden Puppenphase zusammenhängen. Zum Vollenden des 4. Stadiums ändert sich der Körperbau der Larve. Die Brustsegmente der Larve schwellen an und die Brust wird bedeutend breiter als das Abdomen. Bei den Tanypodinen-Larven bekommt die Brust eine ballähnliche Form. Die Färbung der Brustsegmente wird weißer. Bei einigen Larven werden die dunklen Organe, die für die Puppenhülle typisch sind, durchsichtig. So z. B. werden bei den Larven von *Glyptotendipes gripekoveni* K. auf den Abdominalsegmenten dunkle keulenähnliche Streifen sichtbar, die für die Puppen dieser Art typisch sind.

Aus dem oben Erwähnten kann man folgende praktische Schlußfolgerungen ziehen:

1. Die Chironomiden-Larven des 1. Stadiums kann man nicht nach solchen Bestimmungstabellen erkennen, die auf Grund der Merkmale der erwachsenen Larven zusammengestellt sind. Zur Determination der Larven des 1. Stadiums sind spezielle Bestimmungstabellen zu schaffen. Wir haben eine kurze Bestimmungstabelle der Chironomiden-Larven des 1. Stadiums zusammengestellt, die als erster Versuch solcher Tabellen gelten kann (Kalugina, 1959). Bei der Beschreibung der Entwicklung der Arten sind die Larven des 1. Stadiums ebenso ausführlich zu beschreiben wie die Larven des 4. Stadiums.

2. Die Larven der 2., 3. und 4. Stadien können nach ein und derselben Bestimmungstabelle erkannt werden. Bei der Wahl der diagnostizierenden Merkmale zur Schaffung solcher Tabellen und bei der Bestimmung muß aber im Auge behalten werden, daß einige Merkmale sich während der ganzen Wachstumsperiode ändern. Bei der Beschreibung der Entwicklung der Larven ist es nicht nötig, die ausführliche Beschreibung der Larven der 2. und 3. Stadien zu geben, wünschenswert aber ist das Aufzählen der Merkmale, nach denen diese Larven von den erwachsenen Larven des 4. Stadiums unterschieden werden können.

3. Bei der Beschreibung und Bestimmung der Larven ist es zu vermeiden, für diagnostizierende Merkmale solche zu verwenden, die sich bei den Larven nur provisorisch entwickeln oder beim Übergang zur Puppenphase entstehen. So kann z. B. bei den frischgehäuteten Larven des 3. oder 4. Stadiums von *Glyptotendipes glaucus* Mg. die Färbung nicht rot, wie es aus der Bestimmungstabelle zu ersehen ist, sondern hellgrün sein; die Körperlänge bei der frischgehäuteten Larve im 4. Stadium ist gewöhnlich halb so groß wie bei der erwachsenen; die Mundteile der überwinterten Larve können deformiert werden usw.

¹ Diese Konzentration ist gegen Ende jedes folgenden Stadiums stärker als am Schlusse des vorangegangenen, aber diese Veränderung ist bereits eine Veränderung nicht der 3., sondern der 2. Gruppe.

FAUNAL RELATIONSHIPS OF SOME AUSTRALIAN AND PAPUAN CULICIDAE

ELIZABETH N. MARKS

National Mosquito Control Committee, Department of Entomology, University of Queensland

The study of mosquito distribution has been greatly facilitated by the recent catalogue by Stone, Knight and Starcke (1959) from which my records from outside the Australian region are largely taken.

Where reference is made to species endemic in the New Guinea highlands, it is to areas 1500 metres (5000 ft.) or more above sealevel. Mackerras (1960) has summarised conditions in Australia in the past.

Genera

Aedeomyia. Of the six species known, one is restricted to Madagascar and one (*A. venustipes* [Skuse]) to south-eastern Australia. The other four have wide ranges in their respective regions, one Neotropical, two Ethiopian (one extending to Madagascar), and one (*A. catasticta* Knab) ranging from India to Fiji, and the northern half of Australia. *Aedeomyia* thus appears to have a "Gondwanaland" distribution. *A. catasticta* breeds both near the coast and in the drier inland areas of Queensland, and up to 1500 metres in New Guinea.

Malaya (= *Harpagomyia*). Adults have the proboscis peculiarly modified, and feed on honey dew obtained directly from ants. Larvae are found in plant axils. Twelve species are known. Six are Ethiopian and three Oriental, of which one (*M. genurostris* [Leic.]) extends from India to China and Formosa and south to New Guinea and northern Australia. Three species are endemic to the Australian region, *M. leei* (Wharton) and an undescribed species occurring in New Guinea and *M. solomonis* (Wharton) in Solomon Is.

The genus is thus an extension from the Old World tropics, and exhibits a "Lemurian" type of distribution.

Topomyia is closely related to *Malaya* and apparently less specialized, as it has a normal proboscis, but its distribution is much more restricted. Of the 31 species described, 10 are Oriental, and one occurs in New Guinea (Marks, 1960). Breeding places are leaf axils and bamboos. *Malaya* may have been the centre of dispersal, as 12 species (four endemic) occur there. There is one species in southern India, one endemic in Yunnan, one in Indo China, eight endemic in Thailand, four (one endemic) in Sumatra, four in Java, four (one endemic) in Borneo, one endemic in Celebes, and six endemic in Philippines. In 1958 I collected *T. papuensis* Marks in eastern New Guinea, and a larva from the Sepik District which almost certainly represents a second species.

Considering how much collecting had previously been done in New Guinea without revealing the presence of this genus, and that *Topomyia* larvae were found in only two of 84 plant axil samples, it seems likely that much remains to be learnt about the distribution of this genus. *Topomyia* is an example of the Oriental element in the New Guinea fauna.

Species Complexes

The *Culex* (*Culex*) *trifilatus* subgroup (see Mattingly and Rageau, 1958) belongs to Edwards' Group B of *Culex* in which most species have tarsi entirely dark and proboscis without a distinct pale ring. The subgroup includes eight species, one in the north-western Palaearctic, one in the eastern Palaearctic, two Ethiopian (one endemic to Sao Tome I. in the Gulf of Guinea, one extending from Cameroons to east and south Africa) and four in the Australian Region (one endemic to New Zealand, one to New Caledonia and Loyalty Is., one to New Hebrides, and one (*C. miraculosus* Bonnet-epster) to the New Guinea highlands). The relationship of *C. miraculosus* has been

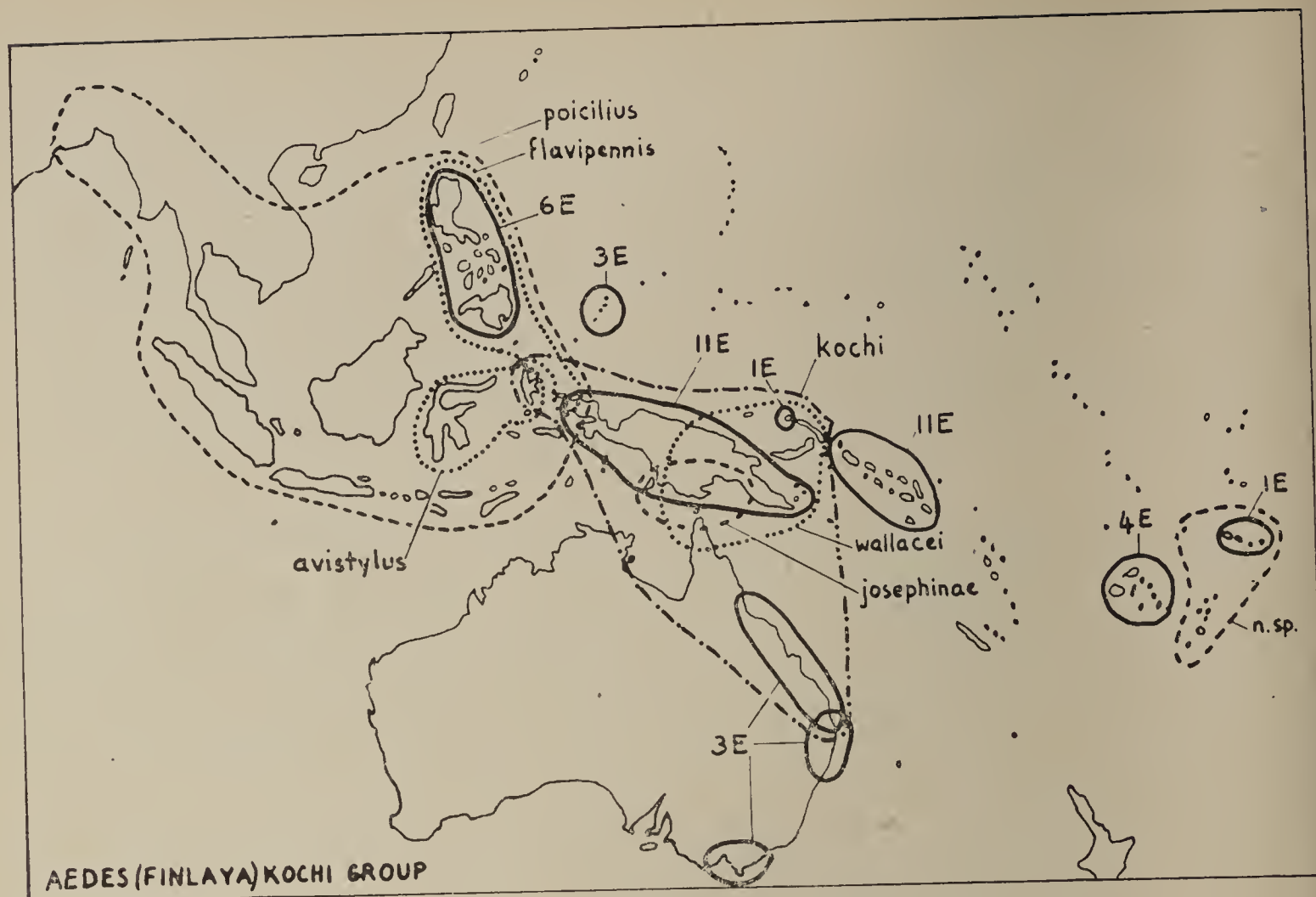


Fig. 1. Distribution of species of the *Aedes (Finlaya) kochi* group.
E – endemic species (number indicated).

obscured by its superficial resemblance to species of Edwards' Group A with banded proboscis and tarsi, but its male terminalia are typical of the *triflatus* subgroup and its larva also clearly belongs to Group B. In the field, *C. miraculosus* and the New Zealand *C. pervigilans* Bergroth appear vigorous species breeding in large numbers in a variety of habitats. Nevertheless the distribution suggests that the subgroup is a relict one. A species of *Culex* occurs on Auckland I., south of New Zealand, and may belong to this subgroup, but its identification must await further collections.

The *Aedes (Ochlerotatus) vigilax* subgroup (see Mattingly and Brown, 1955; Marks, 1957) comprises eight species. One occurs in Madagascar and adjacent African coast and islands, and one in Réunion, the two probably closely related. *A. vigilax* (Skuse) ranges from Seychelles through Indonesia, Thailand, Formosa, Philippines, New Guinea, Solomons, New Caledonia, New Hebrides and round most of the Australian coast. It has at least two subspecies, and is set apart somewhat from the other species. *A. inexpectatus* Bonne-Wepster occurs in the New Guinea highlands, *A. antipodeus* (Edwards) in New Zealand (pupal characters suggest a link between these two), *A. procax* (Skuse) in New South Wales and south-eastern Queensland, and there is an undescribed species in south-western Australia. *A. edgari* Stone and Rosen, endemic to Society Is., is rather distinct. This subgroup belongs to Edwards' Group A. of *Ochlerotatus*, which includes other species in Australia and in North and South America. Mackerras (1927) suggested a link by a Gondwanaland route for this group. I cannot judge whether any of the American species should be placed in the *vigilax* subgroup.

Culex (Culex). Edwards' Group A., species with banded proboscis and tarsi, more than any other group of mosquitoes represents, I believe, the Oriental fauna actively extending its range into the Australian region. Of 17 species in New Guinea, 12 occur also in the Oriental Region, two of them extending to Africa (*C. edwardsi* Barraud, *C. sinensis* Theo. *C. pseudovishnui* Colless and *C. perplexus* Leic. are new records for New Guinea); four

of these Oriental species occur up to 1500 metres. Three other species occur also in Australia and the western Pacific, one in the Pacific and probably also in the Oriental region, and only one, a highland species, *C. solitarius* Bonne-Wepster, is endemic to New Guinea. In Australia there are 12 species of Group A., five Oriental (including *C. edwardsi*), three ranging to New Guinea and Pacific Islands and four endemic (two undescribed, one of which belongs to the *vishnui* complex).

The *Aedes* (*Finlaya*) *kochi* group (Fig. 1) includes 24 described species, and there are 2 undescribed species known from New Guinea and south Pacific islands.

Iyengar (1955) recorded only four species of the group from New Guinea and Bismarcks; *A. flavipennis* (Giles), *A. josephinae* Marks, and undescribed species bring the number now known to 16, three of which are endemic to the highlands.

The *kochi* group has apparently had two centres of dispersal, one Malayan and one Papuan, but there is no evidence to indicate that it arose in one, rather than the other, and its origin may be postulated as "Cyclopaeen" (see Cheesman, 1951).

The *Aedes* (*Finlaya*) *alboannulatus* subgroup (see Dobrotworsky, 1959) is confined to the Australian region and includes nine described and two undescribed species. Eight occur in Australia, four with limited allopatric ranges, and four with ranges that overlap one or more of the others; one (*A. lauriei* [Carter]) is endemic to Lord Howe I. and one (undescribed) to the New Guinea highlands. Numerous *Finlaya* species breed in rock pools and stream beds, but some of the *alboannulatus* subgroup breed in ground pools and swamps, an unusual habitat for the subgenus. It is possible that this subgroup may be closest to the ancestral *Finlaya*.

The *Anopheles* (*Anopheles*) *stigmaticus* subgroup (see Marks, 1956; Dobrotworsky, 1957), is confined to the Australian Region and includes 5 named species and 3 forms which probably represent distinct species. The larvae occur in mountain streams or pools in deeply shaded sites. One species ranges from Tasmania to the latitude of Sydney, one from Victoria to central Queensland, two have been found only in south-east Queensland, one in the Cairns hinterland, one in the far north of Queensland and Northern Territory, and one in the New Guinea highlands.

Discussion

The following types of distribution among Australian and Papuan mosquitoes and their relatives have been exemplified: — Relict: *Culex* (*Culex*) *trifilatus* subgroup. "Gondwanaland": *Aedeomyia*. "Lemurian": *Malaya*, *Aedes* (*Ochlerotatus*) *vigilax* subgroup. Oriental: *Topomyia*, *Culex* (*Culex*) Group A. "Cyclopaeen": *Aedes* (*Finlaya*) *kochi* group. Australian: *Aedes* (*Finlaya*) *alboannulatus* subgroup, *Anopheles* (*Anopheles*) *stigmaticus* subgroup. All are represented in New Guinea but four have endemic species only above 1500 metres. These may be relicts of a north-south movement, or refugees from Pleistocene glaciations to the south of New Guinea. No Papuan mosquitoes are known with Antarctic affinities but this type of distribution is represented among Australian *Ochlerotatus* (Mackerras, 1927).

REFERENCES

- CHEESMAN, L. E., 1951. Nature 168: 597. — DOBROTWORSKY, N. V., 1957. Proc. Linn. Soc. N. S. W. 82: 180—188. — DOBROTWORSKY, N. V., 1959. Proc. Linn. Soc. N. S. W. 84: 145—145. — IYENGAR, M. O. T., 1955. Tech. Pap. S. Pacif. Comm. 86, 147 pp. — MACKERRAS, I. M., 1927. Proc. Linn. Soc. N. S. W. 52: 284—298. — MACKERRAS, I. M., 1960. Aust. Zool. 8: 1—152. — MARKS, E. N., 1956. Proc. Roy. Soc. Qd. 67: 41—52. — MARKS, E. N., 1957. Pap. Dep. Ent. Univ. Qd. 1: 71—83. — MARKS, E. N., 1960. Pacif. Insects 2: 91—98. — MATTINGLY, P. F. and BROWN, E. S., 1955. Bull. ent. Res. 46: 69—110. — MATTINGLY, P. F. and RAGEAU, J., 1958. Pacific Sci. 12: 241—250. — STONE, A. KNIGHT, K. L. and MACKERRAS, H., 1959. A Synoptic Catalog of the Mosquitoes of the World (*Diptera*, *Culicidae*). Thomas Say Foundation Vol. 6, 358 pp.

BIOLOGY AND CLASSIFICATION OF *CHIONEA* (Diptera: Tipulidae)¹

GEORGE W. BYERS

Chionea is a genus of wingless crane flies, the adult stage of which occurs during the winter months. These peculiar, spiderlike flies are most often seen on snow, where they are conspicuous because of their contrasting color; but the fact that they are comparatively infrequently collected suggests that the snow surface may not be their primary habitat. Eleven species of *Chionea* have been discovered in North America and approximately an equal number in the Palearctic Region, especially in Europa, Japan and the far eastern USSR. These inhabit chiefly mountainous areas but have been found near sea level in the northern parts of their ranges on both continents.

Biology

In addition to the many collections of *Chionea* from the surface of snow, there have been a number of discoveries of these insects in small excavations beneath stumps and rocks, in mosses, under dead leaves and even in vacant underground wasp nests and burrows of small rodents. Bezzi (1919) reported six records from caves in Europe, and in the United States Dr. M. S. Briscoe has collected numerous individuals in traps set to capture cavernicolous beetles. These facts, together with certain morphological and behavioral characteristics of *Chionea*, suggest that these flies spend much of their adult lives in concealment. However, it would appear that their presence on the snow surface is more than a chance occurrence. Possibly the flies leave their individual places of concealment and seek the surface of the snow in order that males and females may be brought together for mating, for in collections of *Chionea* mating pairs are not infrequently found. Furthermore, there are no instances known to me of the collection of *Chionea* from the ground surface in the absence of snow. General environments in which these flies have been found are almost invariably forested, or at least have bushes or other plants extending above the level of accumulated snow. It seems likely that the flies gain access to the surface by way of openings alongside these projecting plant stems. *Chioneas* are strong walkers, however, and have occasionally been collected considerable distances from trees, now and then above tree-line in the mountains and once on the ice on Lake Huron, Michigan (U.S.A.), 46 meters from shore. In North America, *Chionea* occurs in the eastern hardwood forests and the western coniferous forests, from near sea level along the northern Atlantic coast to 11,400 feet (3500 meters) in the Rocky Mountains of Colorado, which is near the tree-line in that region. It is found more commonly in open woodlands than in very dense forests and is usually seen in rocky environments regardless of the elevation, perhaps because land that is not rocky is so often cleared of trees and cultivated by man.

It has been stated that these insects are very sensitive to warmth and soon die if carried in the hand. However, I was able not only to hold the flies on my hand for several minutes at a time but also to place them under intense, although cooled, illumination in a heated laboratory, for microscopic observation. Their optimum temperature, nevertheless, appears to be near 0° C., and their maximum activity in natural habitats is seen at approximately that temperature. Bezzi (1919) recorded -6° C. as the lowest temperature at time of capture of a *Chionea* in Europe, but a Canadian species has been found active on the snow at 0° F. (-18° C.). Mr. William S. Osburn placed two specimens of another species in an electric freezer, subjected them to 10° F. (-12° C.) for ten minutes and found only one still able to move about. It appears, however, that some

¹ Contribution No. 1089 from the Department of Entomology, University of Kansas, Lawrence, Kansas, U. S. A.

Chioneas may remain active at temperatures that produce cold stupor in other winter insects, such as *Boreus* (Mecoptera).

It has been my observation in the field that *Chionea* is active on the snow especially when the light is subdued, as on cloudy days or late or early in the day. Thus, one might search most of the day without success, then, near sunset, discover *Chionea* in the same area and in fair numbers. On the other hand, individuals are occasionally found during full daylight; and one author (Marchand, 1917) concluded that *Chionea* is positively phototropic and "... is attracted to the snow by the bright light and white color ...". In the laboratory, I placed a small box in the cage where *Chioneas* were kept. The flies were usually outside this box during early morning and evening but sought the darkness within, during the brighter hours of the day, even though the entire cage was kept always in open shade. Flies in captivity were often found in copula in early morning, but I did not determine whether mating was commenced during the night.

Loss of wings in *Chionea* has been regarded as an adaptation to the adult fly's life in concealed or restrictive surroundings. However, among insects occurring as adults during cold seasons at temperate latitudes, as well as those living at cold latitudes or high elevations (such as other Tipulidae, many other Diptera, and certain Plecoptera and Mecoptera), absence of wings is a common phenomenon. Perhaps this is because wings are of little use to an insect in cold weather since the rate of vibration required for flight usually cannot be achieved. Thus, if mutations were to bring about reduction or loss of wings, natural selection would not act against such mutants.

The extreme reduction of the wings (for actually there are tiny vestiges of wings) has been accompanied by atrophy of the muscles of flight; there are no longitudinal muscles within the thorax and no large vertical muscles, except those of the legs, which are greatly developed, especially as compared to homologous muscles in other crane flies. In females of *Chionea*, the ovaries extend cephalad into the thorax, so that eggs occupy the space resulting from the loss of flight muscles. In this way, these winter insects have exchanged functionless wings for an increased reproductive capacity and have thereby probably gained some evolutionary advantage.

Incubation of the eggs required about two weeks in a North American species but was estimated as three weeks in *C. araneoides* by Brauer et al. (1854). I observed a conspicuous size increase in the developing eggs, from about 0.55×0.31 mm. to 0.63×0.36 mm., accompanied by a color change from whitish-hyaline to buff. Prior to eclosion, the young larvae may be seen moving actively within the egg. It has been stated by various authors that larvae of *Chionea* feed on vegetable debris, but I have been unable to observe this. Their mandibles seem poorly adapted to a plant diet; conversely, they compare rather closely with mandibles of certain carnivorous tipulids (Figs. 2, 3). Also, the digestive system in *Chionea* is short, without the conspicuous caeca usually found in herbivorous crane fly larvae. Accordingly, I offered crushed Collembola to larvae of *Chionea*, and they appeared to feed on these dead insects; but I do not regard these observations as conclusive.

Pupae of *Chionea* have not been found in North America, but those of one European species have been briefly described by Edwards (1936). In the pupa of *Chionea*, there are no thoracic respiratory horns but only an incision at each side of the anterior pronotum, connecting with the spiracle of the developing adult (Fig. 4). The pupal eyes are peculiar, angular lateral extensions, and the cephalic crest is conspicuously enlarged, rises forward and abruptly drops above the antennal bases. In all these characters, the pupa of *Chionea* very closely resembles that of *Cladura* (Alexander, 1922). Edwards called attention to the existence of "small wing sheaths" in pupae of the wingless *Chionea*, but I think he must have mistaken the sheaths of the enlarged halteres for those of wings, as I can see no vestige of wing sheaths.

Classification

In any taxonomic study, but especially when a high degree of intraspecific variation is suspected, large numbers of specimens are desirable. In the case of *Chionea*, however, specimens are not easily obtained, for the flies seem to be nowhere abundant. All the major collections in North America have yielded fewer than 400 specimens of the eleven species recognized from that region. Although some of the species were poorly represented, there were enough specimens of others to give a rather clear picture of the magnitude of variation within a species.

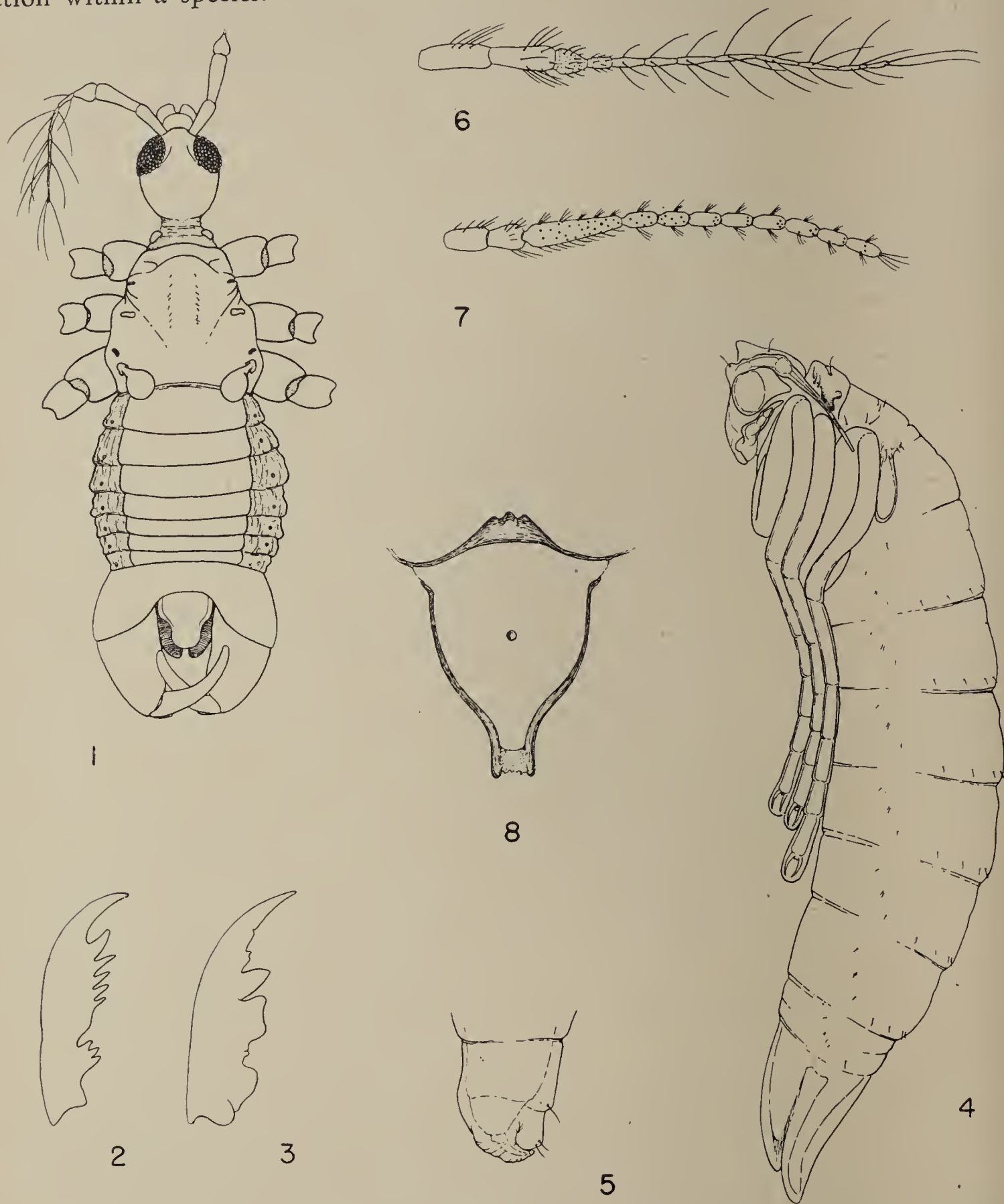


Fig. 1. *Chionea valga* Harris, male, dorsal aspect, legs removed; length about 5 mm. — Fig. 2. Mandible of *Chionea araneoides* larva (after Brauer et al., 1854). — Fig. 3. Mandible of *Pedicia* (*Tricophona*) *inconstans* larva (after Alexander, 1920). — Fig. 4. Pupa of *Chionea lutescens* Lundström female, left lateral aspect; length about 7 mm. — Fig. 5. Pupa of *Chionea lutescens* Lundström male, caudal segments only, left lateral aspect. — Fig. 6. Antenna of *Chionea scita* Walker. — Fig. 7. Antenna of *Pterochionea bradleyi* Alexander. — Fig. 8. Ninth sternum and furca of female of *Chionea alexandriana* Garrett.

Marked variation in antennal length, specifically in the number of segments, has attracted the attention of all taxonomists who have studied *Chionea*. The antennae consist of the scape, a peculiarly elongated pedicel, and a flagellum, of which the first or basal segment is enlarged and apparently formed by the fusion of a number of segments, varying according to the species (Fig. 6). Most crane flies of the tribe *Eriopterini*, to which *Chionea* belongs, have sixteen antennal segments, but the greatest number found in *Chionea* is twelve, which would suggest the fusion segment may be composed of five or more flagellar segments. The composition of the fusion segment is more clearly indicated in the antenna of *Pterochionea* (Fig. 7), a genus apparently very closely related to *Chionea* and intermediate in form between *Chionea* and *Cladura*. One group of North American species of *Chionea* has three to four flagellar segments, another has four to even, and a third group has eight to ten, so that it is not convenient to divide these into groups with long and short antennae, as has been done in Europe. Within any species the number of flagellar segments varies by one, or rarely two.

As in many other genera of crane flies, there is great individual variation in size within the species of *Chionea*. There is furthermore a pronounced tendency for the larger individuals, especially males, to be more robust in overall appearance. Thus, small males may have slender femora and a narrow genital (ninth) segment, while large males of the same species have a broader body, incrassate femora and an enlarged ninth segment. In a series of 26 males of *Chionea valga*, taken at one place on one day, body length ranged rather continuously from 2.37 to 4.68 mm. and length of methathoracic femur from 1.00 to 3.64 mm. This size variation coupled with variation in the amount of telescoping of the abdominal sclerites in preserved specimens results in individuals of conspicuously different appearance and has occasionally been misinterpreted by taxonomists.

There is a corresponding amount of variation in several other characters, but space does not permit discussion of this, here. In contrast, certain characters show considerable stability within a species, such as the male gonapophyses, which are sclerotized projections from the wall of the genital chamber. These structures show some species-group similarities, as well as specific differences, and thus have considerable value in the classification of *Chionea*. The form of the ninth tergum may also be used taxonomically. and in a few species the dististyles have a distinctive shape.

In females of *Chionea* the cerci are ordinarily sabre-shaped, but in some species they are short and broad. Some of the most useful taxonomic characters are to be found in the normally concealed ninth sternum and an associated sclerite, the furca, a widely forked structure the arms of which pass to either side of the aperture of the bursa copulatrix and adjoin the ninth sternum (Fig. 8).

Body coloration has, usually within broad limits, some taxonomic application. In North America, for example, there are three species having a pale yellowish brown color and these, incidentally, are the species that possess the longest antennae), seven species colored in various shades of darker brown, reddish brown or grayish brown, and one species that, unlike any other known to me, is quite black.

REFERENCES

- ALEXANDER, C. P. 1922. The biology of the North American crane flies (*Tipulidae*, *Diptera*). The genus *Cladura* Osten Sacken. Pomona College Jour. Ent. Zool., 14 (1): 1—6, 1 plate. — BIANCHI, Mario. 1919. Rinvenimento di una *Chionea* (Dipt.) Bull. Soc. ent. Italiana, 49: 12—49 (1917). — BRAUER, Friederich, J. EGGER and G. FRAUENFELD. 1854. Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der *Chionea araneoides*. K.-k. Zool.-Bot. Gesellschaft Wien, 4: 609—616, 1 plate. — EDWARDS, F. W. 1936. Pupae and living adults of *Chionea lutescens* Lundström from Alaska. Proc. roy. ent. Soc. London, 10: 89—91 (1935). — MARCHAND, Werner. 1917. Notes on the habits of the snowfly (*Chionea*). Psyche, 24 (5): 142—153, plates 8, 9

ZUR ÖKOLOGIE DER LARVEN UND PUPPEN EINIGER IN ARMENIEN VERBREITETER TABANIDEN

A. E. TERTERJAN

Zoologisches Institut, Erewan, Armenien

Die einschlägige Literatur kennt nur wenige Arbeiten über die Ökologie der Praeimaginalphasen der palaearktischen Bremsen (H. Stammer, 1924; R. Wyniger, 1953; N. Olsuphiev, 1935; N. Skuphien, 1949, 1956). In Armenien wurde deshalb diesem Problem in den letzten Jahren erhöhte Aufmerksamkeit geschenkt. Neben anderen Fragen interessierten besonders die Überwinterung und die damit verbundenen Unterschiede im Verhalten der Larven im Verlaufe ihrer Entwicklung. Beobachtungen im Freien und Laborversuche haben ergeben, daß die Mehrzahl aller in den Ebenen und Gebirgsgegenden Armeniens vorkommenden Arten der Gattung *Tabanus* einen zweijährigen Entwicklungszyklus aufweisen. Demgegenüber entwickeln sich nach unlängst vorgenommenen Untersuchungen einige Vertreter der Gattungen *Chrysops* und *Chrysozona* zum Unterschied von den *Tabanus*-Arten innerhalb eines Jahres.

Hier sollen lediglich die Untersuchungsergebnisse an zwei Arten, *Tabanus spectabilis* Lw. und *T. autumnalis brunnescens* Szil. referiert werden, die sich beide in warmen, stehenden Gewässern in den Randbergen der Arax-Ebene entwickeln. Die an den genannten Arten gemachten Beobachtungen lassen sich auf zahlreiche Erscheinungen bei der Überwinterung der Mehrzahl der übrigen *Tabanus*-Arten übertragen, die ebenfalls, unabhängig von ihrer horizontalen und vertikalen Verbreitung, einen zweijährigen Entwicklungszyklus durchlaufen.

Die Entwicklungszyklen von *T. spectabilis* und *T. autumnalis brunnescens*, u. a. Puppenruhe und Flugzeit, verlaufen zeitlich parallel zueinander. Larven beider Arten wurden in den untersuchten Biotopen gewöhnlich während des ganzen Jahres gefunden. Der Anteil der einzelnen Altersgruppen in den Larvenpopulationen dieser Arten ändert sich jedoch mit der Jahreszeit. Larven der ersten Stadien findet man in den Gewässern von August bis März, d. h. im Verlaufe von etwa 8 Monaten. Ihr erstes Auftreten fällt mit der Eiablage zusammen, die vom August bis zum September währt. Die jungen Larven entwickeln sich langsam und verfallen bei Anbruch des Winters in eine Kältestarre, in der sie, natürlich ohne weitere Entwicklung, bis zum März verharren. Danach nehmen sie verstärkt Nahrung zu sich und treten in die mittleren und älteren Stadien ein, die sich dann zu einer zweiten Überwinterung anschicken.

Meine Untersuchungen über die Migrationen der Larven beider Arten vor der Überwinterung sowie die Beobachtungen über die Verteilung der verschiedenen Entwicklungsstadien in den einzelnen ökologischen Bereichen der Wohngewässer im Wechsel der Jahreszeiten führten zum Nachweis eines zweijährigen Entwicklungszyklus bei *T. spectabilis* und *T. autumnalis brunnescens*.

Das Verteilungsschema der Larven im Gewässer wird durch deren Alter bestimmt. Gewöhnlich hält sich ein beträchtlicher Teil der Larvenpopulationen beider Arten in den tieferen Teilen der Wohngewässer auf. Sobald die Larven ein bestimmtes physiologisches Reifestadium erreicht haben, beginnen sie zur Uferzone abzuwandern (Verpuppungsbiotop). Diese Wanderungen setzen gewöhnlich gegen Ende des ersten Larvenjahres ein, daß heißt ab August. Sie erfassen die reifen Larven und einen Teil der Larven der mittleren Stadien. In der Uferzone am Rande des Gewässers erfolgt die zweite Überwinterung, und hier verläuft auch das zweite Larvenjahr. Gegen Ende des zweiten Entwicklungsjahres (Juli bis August) konzentrieren sich die Larven am Rande des Gewässers, um sich zu verpuppen. Während der Puppenruhe und der Flugezeit eines Teils der Populationen beider Arten findet man in den tieferen Bereichen der Gewässer Larven mittlerer und älterer Stadien, die sich dem Ufer fast gar nicht genähert haben und auch nicht verpuppungsreif sind. Offensichtlich handelt es sich hierbei um solche Larven, die erst das erste Entwicklungsjahr hinter sich haben und die sich daher erst ab Mitte August zum Ufer hin in Bewegung setzen, um den Verpuppungsbiotop zu erreichen.

Zusammenfassend kann also festgestellt werden, daß sich der Entwicklungszyklus der Larven von *T. spectabilis* und *T. autumnalis brunnescens* in zwei verschiedenen Mikrobiotopen ein und desselben Gewässers abspielt, was augenscheinlich mit dem jeweiligen physiologischen Reifestadium der Larven sowie mit ihrem zweijährigen Entwicklungszyklus in Zusammenhang stehen dürfte.

Nach eigenen Beobachtungen schicken sich die Larven der *Tabanus*-Arten mit 2jährigem Zyklus aus den Gebirgs- und Hochgebirgsbereichen Armeniens schon Mitte Juli zur zweiten Überwinterung an, das heißt etwa einen Monat früher als die Larven in den Gewässern der Ebene.

Als Parasiten der Bremsen waren bislang nur Eischmarotzer aus der Ordnung der Hymenopteren bekannt (Kollar, 1854; Hart, 1895; Olsuphiev, 1935). Olsuphiev züchtete an Gelegen der Gattung *Tabanus* den Eiparasiten *Telenomus tabani* Mayr und an Eiern von *Chrysops caecutiens* L. die Art *Trichogramma evanescens* Westw. Über die Schmarotzer der Larven und Puppen enthält die Literatur keine Angaben. Mir gelang es, in Armenien erstmalig aus Bremsenpuppen schlüpfende Schmarotzerfliegen der Gattung *Villa* (*Bombyliidae*, *Diptera*) zu beobachten. Die Larven der befallenen Puppen wurden in 15 verschiedenen Biotopen der Bergsteppen- und Bergwald-Zone Armeniens gesammelt. Bisher wurde *Villa* sp. an 7 verschiedenen Bremsenarten festgestellt: *Tabanus cordiger* Mg., *T. unifasciatus* Lw., *T. bromius bromius* L., *T. sordes* Bog. et Sam., *T. spectabilis* Lw., *T. autumnalis* L. und *Chrysozona hispanica* Szil.

Befallene Larven werden vorwiegend in großen, stehenden Gewässern gefunden; der Prozentsatz der verseuchten Tiere ist in Mikrobiotopen mit schlammig-lehmigem Grund und Schwefelwasserstoffgeruch relativ hoch. Er liegt in einigen Biotopen bei 15 bis 20%. Durch Beobachtungen konnte der wahrscheinliche Invasionsweg der Parasiten ermittelt werden. Die im August erscheinenden Schmarotzerfliegen legen ihre Eier auf dem Boden in der Uferzone der Gewässer ab, wo sich in dieser Zeit die älteren Larven einfinden, um das zweite Mal zu überwintern. Es ist anzunehmen, daß die Eier der Bombyliiden in den Organismus der Bremsenlarven durch den Verdauungstraktus gelangen. Die Parasiten überwintern zusammen mit dem Wirt und entwickeln sich in dessen Körper im Verlaufe von 11—12 Monaten. Im Frühjahr enthalten die Bremsenlarven kleine Bombyliidenlarven. Die befallenen Larven entwickeln sich im Labor normal weiter und verpuppen sich etwa gleichzeitig mit den gesunden Larven. Die Parasiten höhlen die Bremsenpuppe vollkommen aus und verpuppen sich innerhalb der Wirtshülle oder seltener im Freien. Die Entwicklung der Puppe des Schmarotzers währt 27—33 Tage. Die Imagines erscheinen im August. Nach ihrer Entwicklungsdauer im Wirtskörper ist *Villa* sp. zu den Spätsommer-Arten zu rechnen und bringt im Jahr nur eine Generation hervor.

QUELQUES EMPIDIDAE ATALANTINAE. CONTRIBUTION À L'ÉTUDE DE LEUR HABITAT ET DE LEURS ADAPTATIONS

F. VAILLANT

Les Empididae de la sous-famille des Atalantinae sont des Diptères dont la taille est comprise entre 2 et 6 mm. Ces insectes sont de teintes ternes; aussi leur étude a-t-elle peu tenté les entomologistes.

Quelques espèces ont été décrites dans les pays de langue allemande à la fin du 19^e siècle; en 1838, O. Engel revoit toutes les espèces connues du genre *Atalanta*, sensu stricto et, en 1939 et

1940, fait une révision des Atalantinae palaearctiques; dans cette révision figurent en tout 65 espèces groupées en 7 genres. Le matériel qu'O. Engel a utilisé a été recueilli presque entièrement dans les parties centrale et occidentale de l'Europe.

En Amérique du Nord, la plupart des descriptions d'Empididae Atalantinae sont dues à A. L. Melander, mais l'on ne connaît actuellement en tout que 41 espèces nord-américaines de cette sous-famille, groupées en 11 genres, dont 6 sont représentés seulement dans la région néarctique; ces 41 espèces ne constituent certainement qu'une faible partie des espèces d'Atalantinae de l'Amérique du Nord.

Les Atalantinae de l'Europe orientale, de l'Asie, de l'Afrique, de l'Océanie et de l'Amérique du Sud semblent avoir été très peu étudiés; c'est ainsi qu'on connaît seulement 5 espèces d'Atalantinae d'Asie, 3 d'Afrique tropicale, 3 d'Amérique du Sud et 1 de îles de la Sonde.

La sous-famille des Atalantinae est donc un des groupes de Diptères les plus mal connus du point de vue systématique, et cela est d'autant plus étonnant que les insectes de cette sous-famille sont, dans les régions froides et tempérées, particulièrement communs et faciles à capturer.

Au cours des ces dernières années, j'ai recueilli quelques Atalantinae dans les pays suivants: l'Espagne, la France et l'Autriche en Europe, la Tunisie, l'Algérie et le Maroc en Afrique, les Etats-Unis en Amérique. Récemment, M. le Dr. A. Stackelberg, Professeur à l'institut zoologique de Léninegrad, a eu l'obligeance de m'envoyer de nombreux Atalantinae recueillis en Asie centrale par ses collaborateurs et surtout par lui-même. J'ai pu ainsi disposer de nombreux exemplaires de certaines espèces provenant de régions fort éloignées les unes des autres et décrire 21 espèces nouvelles de la région paléarctique et 3 espèces de la région néarctique.

L'examen de séries de spécimens m'a permis de montrer que certains caractères sur lesquels on avait basé jusqu'ici la classification des Atalantinae ne peuvent être utilisés qu'avec prudence; c'est le cas pour la chétosité du mésonotum et pour celle des pattes, qui présentent de la variabilité chez plusieurs espèces; pour cette raison, certains des sous-genres de *Wiedemannia* sensu lato créés par Mik et par Engel ne peuvent être conservés. Par contre, la forme et les proportions des pièces de l'armature génitale mâle sont fort stables chez chacune des espèces que j'ai étudiées et les caractères de ces pièces devraient être utilisés pour distinguer les sous-genres.

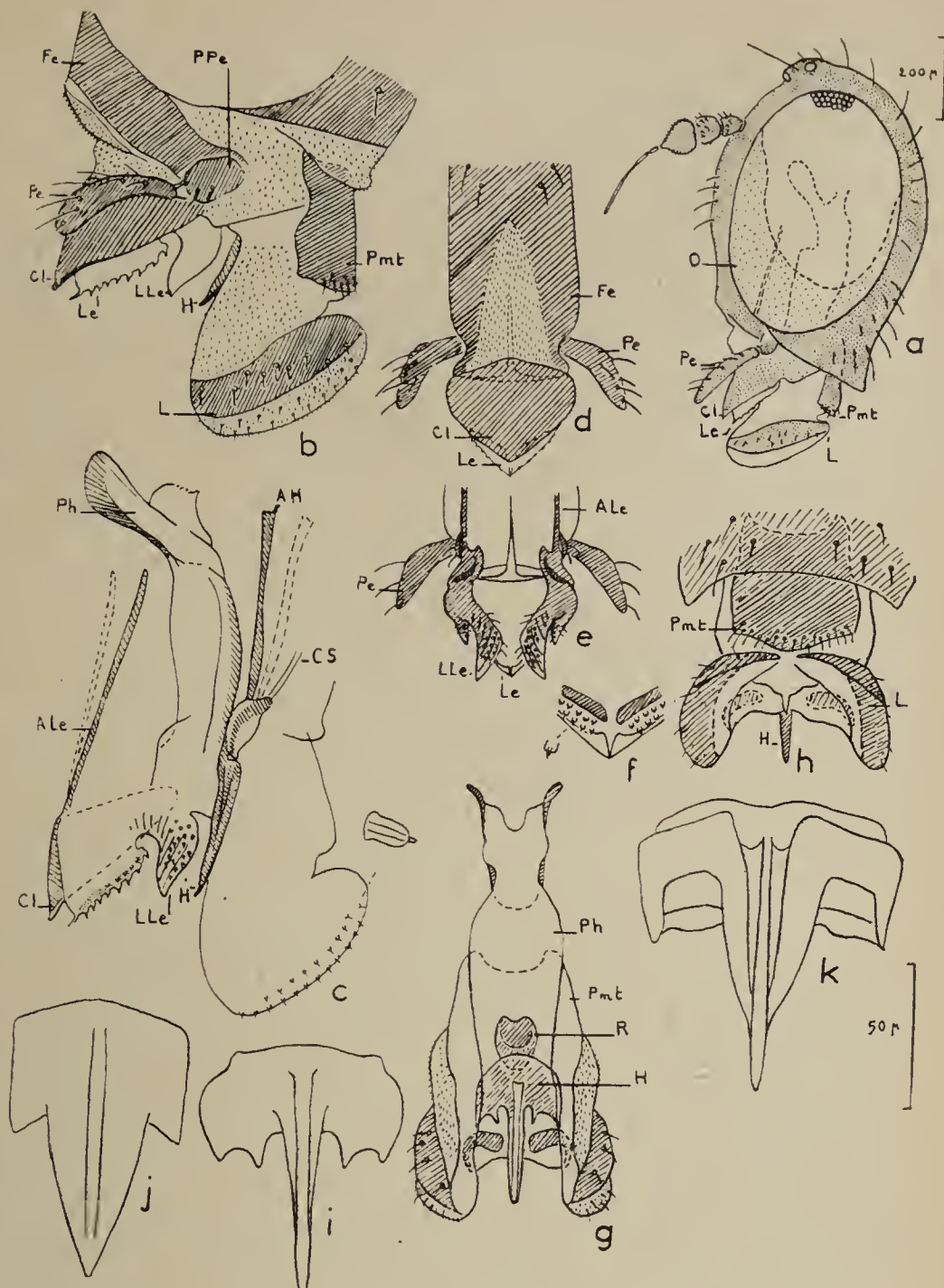
Tous les insectes que j'ai pu réunir appartiennent à l'un des 6 genres *Atalanta* Meigen, *Oreothalia* Melander, *Wiedemannia* Zetterstedt, *Seguyella* Vaillant, *Roederioides* Coquillett et *Dolichocephala* Macquart. Les diptères de ces 6 genres demeurent presque tous dans le voisinage immédiat des eaux courantes; cependant ils ne fréquentent pas les mêmes milieux et l'on peut les répartir en trois grands groupes suivant la nature de leur habitat.

Les insectes du premier groupe se trouvent généralement sur les blocs et les grosses pierres en partie émergés des cours d'eau rapides; ils se tiennent le plus souvent immobiles dans la partie de la pierre qui est maintenue mouillée par les éclaboussures ou par le clapotis de l'eau; ils sont à l'affût des insectes récemment émergés dont ils font leur nourriture; ils capturent aussi, mais beaucoup plus rarement, des larves de Chironomidae, qui rampaient sur le rocher mouillé.

Les diptères du deuxième groupe fréquentent la surface de parois rocheuses suintantes; ils sont étroitement liés à l'habitat madicole, dont ils retirent presque toute leur nourriture sous forme surtout de larves aquatiques de diptères et accessoirement d'imagos d'insectes encore tendres et peu actifs. On peut en observer aussi parfois sur les feuilles mortes imbibées d'eau en bordure des sources et des cours d'eau rapides. Ils ne semblent jamais se mêler aux Atalantinae du premier groupe.

L'on trouve généralement les Atalantinae du troisième groupe sur la mousse rase de la terre humide en bordure des gîtes madicoles; ces diptères se nourrissent essentiellement de petits insectes terrestres, de collembolés et surtout de minuscules nématocères à l'état d'imagos.

Figures a à i: *Atalanta barbatula* Mik, femelle. a — tête, profil; b — armature buccale, profil; c — partie droite de l'armature buccale, profil; la partie gauche a été enlevée; un tubercule du labium, grossi, a été figuré à côté; d — partie inférieure de la face et clypeus, vus par l'avant; e — partie inférieure de la face et complexe labre-épipharynx, vus sur leur face postérieure; f — région distale du complexe labre-épipharynx, vue sur sa face postérieure, et un tubercule grossi; g — plancher de la trompe, vue par sa face antérieure; le clypeus et le labre-épipharynx ont été enlevés; h — trompe, face postérieure; i — hypopharynx étalé, face antérieure. — Figure j: *Wiedemannia bistigma* Curtis, femelle, hypopharynx étalé, face antérieure. — Figure k: *Wiedemannia alticola* Vaillant, femelle, hypopharynx étalé, face antérieure. — AH — apodème de l'hypopharynx ou fultura; ALe — apodème du labre; Cl — clypeus; CS — canal salivaire; Fe — face; H — hypopharynx; L — labelle du labium; Le — labre; LLe — lobe latéral du labre; O — œil; Pe — palp maxillaire; Ph — pharynx; Pmt — prémentum; PPe — plaque basale du palpe; R — rotule. — Les figures b, c, d, e, g, h, i, j et k ont toutes à la même échelle.



Par conséquent, les Atalantinae du premier groupe et ceux du troisième groupe retirent leur nourriture essentiellement du milieu aérien, alors que les Atalantinae du deuxième groupe la retirent surtout du milieu aquatique.

Or, du premier groupe font partie toutes les espèces du genre *Wiedemannia* s. l., dont j'ai pu capturer des exemplaires, aussi bien celles d'Europe et d'Afrique que celles d'Amérique, également *Roederioides juncta* Coquillett, les 2 espèces américaines de *Seguyella* et probablement aussi les 3 espèces asiatiques de *Seguyella*.

Le deuxième groupe comprend toutes les espèces du genre *Atalanta* s. l. que j'ai observées et en outre *Oreothalia rupestris* Vaillant.

Le troisième groupe renferme les *Dolichocephala*.

On peut s'étonner à juste titre de ce que des divisions génériques correspondent aussi parfaitement à des différences d'habitat. Il m'a donc paru intéressant de rechercher s'il existait des caractères morphologiques et anatomiques importants, communs aux Atalantinae de chacun des 3 groupes et différents d'un groupe à l'autre. Parmi ces caractères, j'ai cherché ceux qui pouvaient avoir une répercussion sur le mode de vie.

Les Empididae des 6 genres *Wiedemannia*, *Seguyella*, *Roederioides*, *Atalanta*, *Oreothalia* et *Dolichocephala* ont à peu près la même forme générale du corps et les mêmes proportions; leurs pattes ne diffèrent que par des caractères de chétosité et d'ornementation. En revanche, des caractères très nets de la tête séparent d'une part *Atalanta*, *Oreothalia* et d'autre part *Wiedemannia*, *Seguyella*, *Roederioides*, *Dolichocephala*. Chez les Empididae

des 2 premiers genres, les joues sont séparées de la face; autrement dit, chaque œil atteint la région clypéale entre la joue correspondante et la face. Par contre, chez *Wiedemannia*, *Seguyella*, *Roederioides* et *Dolichocephala*, les joues sont réunies à la face, de sorte que les yeux n'atteignent pas la région clypéale.

Des caractères des pièces buccales séparent, semble-t-il, les 6 genres, qui font l'objet de cette étude, en 3 groupes. Nous commencerons par décrire brièvement l'appareil buccal d'un représentant du genre *Atalanta*, *A. barbatula* Mik (figures a à i). Chez ce Diptère, le clypeus (Cl) est une pièce fortement chitinisée, reliée par une membrane articulaire à la face, mais peu mobile par rapport à cette dernière. Le clypeus recouvre et cache en partie le labre soudé à l'épipharynx, dont l'ensemble forme une pièce assez complexe (Le). Les 2 parties latérales de cette pièce forment 2 lobes mobiles (LLe) recourbés vers le bas; la face interne de chaque lobe, ainsi que la partie ventrale du lobe médian, sont garnis de tubercules terminés chacun par une dent. Le complexe labre-épipharynx est très mobile; 2 apodèmes (ALe) s'attachent sur lui. L'hypopharynx (H), qui se trouve au repos sur le plancher de la gouttière labiale, présente, sur son bord libre, 1 lobe médian allongé et 2 lobes latéraux plus courts; 2 apodèmes (AH) s'attachent sur la rotule (R), qui elle-même sert d'appui à l'hypopharynx. Le labium n'est protégé ventralement que par une seule large plaque, que l'on peut considérer comme le prémentum (Pmt). Les labelles (L) ont chacun 2 épaississements chitineux, l'un externe et l'autre interne et beaucoup plus petit que le précédent; sur chaque épaississement interne s'attache un apodème, que je n'ai pas représenté, pour ne pas compliquer les figures. Chaque labelle présente, sur sa face interne, 2 rangées de tubercules munis chacun d'une dent et comparables à ceux du complexe labre-épipharynx. Il ne semble pas y avoir de pseudotrachées dans les labelles.

Lorsqu'un *Atalanta barbatula* se nourrit, sa proie — généralement une larve de Chironomide — est triturée entre les labelles et les 3 lobes du complexe labre-épipharynx, qui peuvent s'écarter et se rapprocher les uns des autres; les lobes latéraux du labre-épipharynx fonctionnent un peu à la façon de mandibules.

Cet appareil masticateur rappelle celui de plusieurs Dolichopodidae.

J'ai étudié les pièces buccales de nombreuses autres espèces d'Atalantinae et j'ai pu constater que l'appareil buccal de tous les exemplaires d'*Atalanta* et d'*Oreothalia* examinés étaient du même type.

Par contre, les *Wiedemannia*, les *Seguyella* et les *Dolichocephala* étudiés se distinguent nettement des précédents; les labelles du labium sont proportionnellement plus courts mais garnis de dents très fortes; l'hypopharynx a un lobe médian fort large et il n'y a qu'une dent latérale de chaque côté (figures j et k).

Les *Roederioides* ont les joues et la face particulièrement allongées, l'ensemble formant un véritable tube. L'appareil buccal est à l'extrémité; les labelles sont tout petits, avec de fortes dents; l'hypopharynx est encore plus simple que chez les *Wiedemannia*, les *Seguyella* et les *Dolichocephala*. Donc les *Roederioides* s'éloignent encore d'avantage, par les caractères de leurs pièces buccales, des *Atalanta* et des *Oreothalia* que les *Wiedemannia*, les *Seguyella* et les *Dolichocephala*.

Voyons maintenant les relations entre l'appareil bucco-pharyngien des Atalantinae et leur habitat.

Les *Atalanta* et les *Oreothalia* recherchent leurs proies sur l'habitat madicole; retirent presque toute leur nourriture de l'eau et ils exercent une traction fort grande pour vaincre la tension superficielle et arracher des larves de Chironomides à leur milieu aquatique; leur tête est courte; leurs labelles sont particulièrement grands, mais les dents de ceux-ci sont faibles.

Les Wiedemannia, les Seguyella et les Roederioides que j'ai pu observer capturent des insectes aériens et les labelles qui servent à maintenir les proies sont courts, mais fortement armés.

Quant aux Dolichocephala, ils recherchent leurs proies, comme les Atalantinae du premier groupe, dans l'habitat madicole, ou tout au moins dans son voisinage; mais ils ont le même type de nourriture que les Atalantinae du premier groupe; aussi leur appareil buccal est-il très comparable à celui de ces Diptères.

Nous pouvons conclure ceci. Les appareils buccaux des Atalantinae que j'ai étudiés se rattachent tous à 2 types principaux; leur morphologie est en relation non avec l'habitat de ces Diptères, mais avec la nature de leurs proies.

BIOLOGY OF SNAIL-KILLING SCIOMYZIDAE (DIPTERA OF NORTH AMERICA AND EUROPE)^{1, 2}

C. O. BERG

Cornell Univ., Ithaca, N. Y., USA

Almost all general reference works on the Diptera and on aquatic insects give vague generalizations concerning the food of sciomyzid larvae. These larvae are purported to be phytophagous, saprophagous, carnivorous on insects and other small invertebrates, and even "catholic feeders". Wirth and Stone (1956: 476) seem to stand alone among writers of general reference works in declaring that all sciomyzid larvae are snail killers. This paper presents a summary of the evidence upon which the statement of Wirth and Stone is based and concludes with an evaluation of the conflicting statements in the literature.

By a coincidence several years ago, I learned that a sciomyzid larva would attack, kill, and eat snails, and I became interested in the association of these animals. A larva of *Tetanocera ferruginea* Fallén (*Tetanocerinae*) had been left in a dish of water with some living *Lymnaea* snails. An hour later, this larva had killed one of the snails and crawled deeply into the semi-transparent shell, through which the vigorous motions of its mouthparts could be seen.

Repeated exposures of snails in laboratory dishes to larvae of this and of other species of *Tetanocerinae* gave similar results. All snails were killed and partly eaten. Observation of an encounter showed that the larva is very direct and forthright in its attack, that it kills quickly and remains in the snail shell only until its immediate hunger is satisfied. If several snails were left in the same dish, the larva would kill another snail rather than returning to one it had killed the previous day.

After observing this predatory behavior in aquatic tetanocerine larvae of four species, I checked the research literature to see what other sciomyzid larvae are known to have

¹ This investigation was supported by a research grant (E-743) from the National Institute of Allergy and Infectious Diseases, U. S. Public Health Service, and by a research grant (G-7605) from the Division of Environmental Biology, National Science Foundation.

² The writer is indebted to many persons and institutions, too numerous to be listed here, who generously served as hosts during his studies in Europe in 1959 and 1960. The conscientious work of past and current graduate students and assistants, referred to in the text as "my associates", E. Neff, B. A. Foote, and L. V. Knutson, is gratefully acknowledged. Identifications have been checked or supplied by L. W. Stratton, Redbourn, Herts, England (Palearctic Gastropoda), G. C. Steyskal, Grosse Ile, Michigan, USA (Nearctic *Sciomyzidae*) and J. Verbeke, Institut Royal des Sciences naturelles, de Belgique, Bruxelles (Palearctic *Sciomyzidae*).

similar feeding habits. But I found no indication that anyone else had ever seen a sciomyzid larva kill a snail and not even a suggestion that aquatic tetanocerine larvae may do so. Instead, there were suggestions (cited by Berg, 1953) that larvae of a few species of *Sciomyzinae* may kill snails. Based only upon the circumstance of finding the puparia within snail shells, these suggestions had not seemed very convincing, and they had not been universally accepted. In the light of the new evidence on four species of *Tetanocerinae*, however, hints that larvae in the other subfamily might also be snail killers seemed quite significant. They suggested that the habit of killing and eating snails may be widespread among sciomyzid larvae and also indicated that larvae may attack snails in a parasitoid as well as a predatory way. The second idea pointed the way to a new method of searching for immature stages in nature. The first became the working hypothesis that has now guided my associates and me through the rearing of 84 species of *Sciomyzidae* from North America and Europe. The larvae of all 84 species have proved to be snail killers.

Sciomyzid larvae differ greatly in their feeding methods, forming a continuum from the aquatic predators mentioned above to some terrestrial *Sciomyzinae* that are very intimately associated and delicately adjusted parasitoids. Tetanocerine larvae form one end of this continuum, varying from the overtly predatory, aquatic species to terrestrial larvae that show a few parasitoid tendencies. Forming the other end of the continuum, the *Sciomyzinae* vary from relatively unspecialized larvae with mixtures of predatory and parasitoid habits like those of the terrestrial *Tetanocerinae* to some highly specialized parasitoids that feed on a snail for more than a week before killing it. Both extremes of both subfamilies will be described superficially and characterized briefly here.

The aquatic tetanocerine larvae resemble the aquatic larvae of many Tipulidae, because of their posterior spiracular discs surrounded by fleshy lobes, the warty tubercles that cover their bodies, the leathery appearance often presented by their dusky or deeply pigmented integuments, and their great ability to extend and contract their narrowly tapered anterior ends. Each posterior spiracular plate bears four palmately branched float hairs. These are the only sciomyzid larvae commonly seen, and they are the sole basis for all of the descriptions of "sciomyzid larvae" written before this investigation started.

Larvae of this group frequently occur in standing or slowly flowing water as well as on the saturated soil at the shore. In water, they live just beneath the surface film, which they pierce with their posterior spiracular plates to obtain air. They are quite capable of killing snails in water as well as on land, maintaining their contact with the surface film even while supporting the weight of snails considerably heavier than themselves. This is accomplished by bouyancy from the bubble of air carried in the gut and by the hydrofuge properties of the posterior spiracular plates, causing them to resist being pulled down through the surface film. My earlier implication that the air bubble does not function for flotation (Berg, 1953: 633) must be retracted. Larvae of most species included here show no host specificity. They will kill *Lymnaea*, *Physa*, *Planorbis*, and snails in all other aquatic, pulmonate genera that we have exposed to them. Under laboratory conditions, some of them are known to kill even amphibious and terrestrial snails. They try to attack operculate snails, but usually prove unable to. It is not uncommon for an individual in this group to kill more than a dozen snails during its larval stage.

Aquatic, predatory larvae of 49 tetanocerine species have now been studied. These include all of the species of *Sepedon*, *Dictya*, *Hedroneura*, *Elgiva*, *Hydromyia*, *Pherbina*, *Protodictya*, and *Renocera* reared in this study and most of the species of *Tetanocera*. The *Sepedon* species are: *S. anchista* Steyskal (N)³, *S. armipes* Loew (N), *S. borealis* Steysk.

³ The letter given after each species indicates whether it is Nearctic (N), Palearctic (P), Holarctic (H), or Neotropical (NT).

(N), *S. caerulea* Melander (NT), *S. fuscipennis* Loew (N), *S. guatemalana* Steysk. (NT), *S. haplobasis* Steysk. (NT), *S. macropus* Walker (NT), *S. neili* Steysk. (N), *S. praemiosa* Giglio-Tos (N, NT), *S. pusilla* Loew (N), *S. sphegeus* (Fabricius) (P), *S. spinipes* Scopoli (P), *S. spinipes americana* Steysk. (N), and *S. tenuicornis* Cresson (N). The *Dictya* species observed to have larvae of this type are: *D. abnormis* Steysk. (NT), *D. atlantica* Steysk. (N), *D. borealis* Curran (N), *D. brimleyi* Steysk. (N), *D. expansa* Steysk. (N), *D. matthewsi* Steysk. (NT), *D. neffi* Steysk. (NT), *D. oxybeles* Steysk. (N), *D. pictipes* (Loew) (N), *D. sabroskyi* Steysk. (N, NT), *D. stricta* Steysk. (N), *D. texensis* Curran (N), and *D. umbrarum* (Linné) (P). Aquatic, predatory larvae are characteristic of *Hedroneura connexa* Steysk. (N), *H. cucularia* Linn. (P), and *H. rufa* Panzer (H). The *Tetanocera* species known to have larvae of this type are: *T. annae* Steysk. (N), *T. ferruginea* Fall. (H), *T. hyalipennis* v. Roser (P), *T. loewi* Steysk. (N), *T. montana* Day (N), *T. nanciae* Briml. (N), *T. obtusifibula* Mel. (N), *T. robusta* Loew (H), *T. silvatica* Meigen (H), *T. spreata* van der Wulp (NT), *T. unicolor* Loew (H), and *T. vicina* Mel. (N). Other larvae known to be aquatic and predatory on snails are: *Elgiva albiseta* Scopoli (P), *E. lineata* Fall. (P), *Hydromyia dorsalis* Fabr. (P), *Pherbina coryleti* Scop. (P), *P. punctata* (Fabr.) (P), *Protodictya hondurana* Steysk. (NT), and *Renocera longipes* (Loew) (N).

Sciomyzid puparia found in nature usually can be identified by the larval structures, especially the spiracles, anal plate, cephalopharyngeal skeleton, and integumentary spinules and pigment patterns, that persist. External pupal respiratory organs are lacking. The puparia formed by most aquatic tetanocerine larvae are clearly adapted for floating. They are curved dorsally at one or both ends so that they usually float with both anterior and posterior larval spiracles projecting through the surface film, into the air (Neff, 1960: Pl. VIII). Larvae of a few species leave the water before pupation. The puparia of some of these lack the dorsal placement of spiracles so characteristic of most species.

Adult *Sciomyzidae* do not stray far from larval breeding sites. Those of the species included in this group can be captured by "sweeping" in swamps and marshes and in the emergent and shoreward vegetation of ponds, canals and streams. Evidently they feed on decaying animal matter, utilizing especially the partly eaten bodies of the snails their larvae have killed. Rarely, an adult sciomyzid is seen taking nectar from flowers.

Eggs of *Sciomyzidae* are elongate-oval with blunt tubercles at the ends. They vary in color from white to various shades of brown and gray. Those of the *Tetanocerinae* have longitudinally striated chorions. Ovipositing flies of the species that have aquatic larvae stick their eggs either on grasses, sedges, and similar erect vegetation or on mosses and other low, prostrate herbage growing in very moist situations. Those of *Dictya* and most species of *Sepedon* usually are laid in masses above the water line on emergent plants. Each mass is composed of a single vertical row, typically made up of from 3 to 30 horizontally placed eggs. Other species place each egg longitudinally when ovipositing on grasses and similar vegetation, laying them in vertical rows along the edge of the leaf, scattering them so that no egg touches any other, or producing irregular masses. Newly hatched larvae drop or crawl down into the water and are immediately capable of killing small snails.

The known larvae of the *Tetanocerinae* that live in terrestrial situations and all known larvae of the *Sciomyzinae* are so different from the descriptions of "sciomyzid larvae" published before this investigation started that they cannot be recognized from them. These larvae are shaped much like typical muscoid larvae, with tapered anterior ends and somewhat truncated posterior ends. The wartlike tubercles so conspicuous on the aquatic *Tetanocerinae*, the fleshy lobes surrounding the posterior spiracular disc, and the float hairs on the posterior spiracular plates are reduced, obsolescent, or lacking. The integument is usually quite light colored and transparent. Terrestrial tetanocerine

larvae differ from sciomyzine larvae in having at least vestiges of body tubercles and in lacking ventral spinule patches on most segments.

The terrestrial tetanocerine larvae show a few of the parasitoid tendencies that are so highly developed in some of the *Sciomyzinae*. At least during their early instars, they remain within snail shells even when not feeding and a larva feeds on a snail for several hours or even days before killing it. However, no species that we have studied is so intimately associated with the food snail as to lay its eggs routinely on the shell of the living mollusk, nor even to pupate within the snail shell. When mature, larvae of at least some species act rather decidedly as predators, remaining outside of snail shells much of the time, and killing and feeding quite rapidly when they do attack. The food snails utilized by larvae in this group belong primarily to *Succinea*, *Discus*, and other terrestrial genera.

The Tetanocerinae now known to have terrestrial larvae are: *Tetanocera arrogans* Meigen (P), *T. melanostigma* Steysk. (N), *T. nigricosta* Rondani (P), *T. rotundicornis* Loew (N), *Hoplodictya setosa* Coquillett (N), *H. spinicornis* (Loew) (N), *Euthycera arcuata* Loew (N), and *Trypetoptera punctulata* Scopoli (P).

Mature larvae of this group leave the food snail, and those of most species crawl into the leaf litter, other ground cover, or the soil itself for pupation. The puparia are quite compact, with posterior ends abruptly tapered and not dorsally curved in most species. Adult flies of many species occur more commonly in moist woods than over water. In the laboratory, they have attached their eggs to mosses in the breeding jars.

Known larvae of the *Sciomyzinae* differ superficially from terrestrial tetanocerine larvae in their complete lack of wartlike tubercles and in having minute spinules arranged in a more or less well defined band or transverse ventral patch on each segment. These spinule patches appear to be the vestiges of creeping welts.

About half of the known sciomyzine larvae feed on terrestrial snails, the others attacking aquatic snails that are out of the water. Species in which the larvae usually leave the food snail before pupation resemble the terrestrial *Tetanocerinae* in usual place of pupation and in forming rather ordinary, ovoid puparia. Those which pupate within snail shells have puparia remarkably modified into the shapes impressed upon them by the shells. Adult *Sciomyzinae* occur in most habitats where snails occur: in marshes and swamps, at edges of ponds, lakes, and streams, in moist and mesophytic woodlands, and even in such dry situations as grassy, limestone hills and sand dunes. "Marsh flies" or "swale flies", English vernacular names for the *Sciomyzidae*, are as inappropriate for some species as for certain of the terrestrial *Tetanocerinae*. In laboratory breeding jars, they have laid their eggs on growing mosses and attached them directly to the shells of living snails. Nearly all of the sciomyzine eggs now known have the chorion sculptured in a reticulate pattern which makes them quite distinct from the longitudinally striated tetanocerine eggs (Foote, et al. 1960: Figs. 14, 15).

Larvae of the following species usually leave the food snail before pupation: *Sciomyza* (= *Bischofia*)⁴ *simplex* Fall. (H), *S.* (= *B.*) *dryomyzina* Zetterstedt (H), *Pherbellia* (= *Sciomyza*) *obtusa* Fall. (H), two new Nearctic species in this genus, *Ditaenia cinerella* Fall. (P), *Pherbellia* (= *Ditaeniella*) *grisescens* Meig. (H), and *Pherbellia schoenherri* Fall. (H). Most of these species resemble the terrestrial *Tetanocerinae* not only in place of pupation and in form of the puparia but also in placement of the eggs and habits of the

⁴ The genus name currently in use on the continent on which each species occurs is used here, whether it seems to be valid or not. Unfortunately, some Holarctic species are designated by different generic names on each side of the Atlantic Ocean. These are listed under the genus name used in America followed by the European genus in parentheses. The same generic name, *Sciomyza*, denotes one genus in America and a different one in Europe.

larvae. *P. schoenherri* seems highly specialized in these matters, attaching its eggs to the shell of the living snail and having a larva that obtains all of its food from one individual snail, on which it feeds for 8 or 9 days before killing it.

All of the other *Sciomyzinae* reared by us usually pupate within the shells of their food snails. A degree of host specificity, on the family, genus, or species level, seems to characterize some of these species. This group includes nearly all biologically known species in the large genus that is, most unfortunately, called "*Sciomyza*" in Europe and "*Pherbellia*" in America: *P. albovaria* Coquillett (N), *S. annulipes* Zett. (P), *S. dorsata* Zett. (P), *S. dubia* Fall. (P), *P. (= S.) griseola* (Fall.) (H), *P. guttata* (Coq.) (N), *P. (= S.) nana* (Fall.) (H), *P. trabeculata* Loew (N), *P. trivittata* Cress. (N), *P. vitalis* (Cress.) (N), and two new Nearctic species in this genus. Also included here are: *Atrichomelina pubera* Loew (N), *Sciomyza aristalis* Coquillett (N), *Pteromicra (= Dichrochira) nigrimana* Meigen (H), *P. inermis* Steysk. (N), *P. similis* Steysk. (N), *P. steyskali* Foote (N), and *Ctenulus pectoralis* Zett. (P.). According to Lundbeck (1923), *Ctenulus punctatus* Lundb. and *Calobaea bifasciella* Fall. also pupate within snail shells, and Blair (1933) and others have stated the same thing concerning *Salpicella fasciata* Meig.

Only three species, *Pherbellia schoenherri* (H), *Sciomyza aristalis* (N), and *Pteromicra inermis* (N) are known to oviposit routinely on the shells of living snails. The latter apparently is the most highly specialized parasitoid known in this family. A newly hatched larva enters the shell to which its egg is attached and remains there until it emerges as an adult from the puparium formed within that shell. Consideration of this species suggests an explanation for the apparent correlation that has been observed between terrestrial habitas and parasitoid habits. These larvae live on *Lymnaea palustris* (Müller) that are aestivating for the summer, often in very dry situations. Under such circumstances, larvae of predatory species probably would suffer much death from dessication while searching for their prey. It is interesting that in this species the entire larval life is spent within one snail shell and that the larva is spared even the task of finding that one.

Two interesting and rather exceptional habits shown by larvae of *P. inermis* in the laboratory also seem to be related to the fact that, in nature, the entire larval life must be spent within one snail shell. No larva has yet been observed to attack a second snail, even when one was available in the same small rearing dish and the larva's first victim had been only half grown. Such undersized larvae pupated and finally emerged as abnormally small flies. It is also remarkable that only one living larva has been found in any snail, even though several eggs have been attached to some shells. This contrasts with the habits of all other known sciomyzid larvae, several of which often feed gregariously within one shell. It suggests that the first larva to enter may have some way of eliminating its competitors for this limited food supply so that at least one larva may develop to maturity. Thus it appears that the specialization of this species to subsist on aestivating snails has fixed the rules of "one snail per larva" and "one larva per snail."

Anatomical studies made in this investigation indicate that the most reliable characteristics to distinguish sciomyzid larvae from those of all other Diptera are found in the cephalopharyngeal skeleton (Foote, et al., 1960: 197). In studies of the genera *Sepedon*, *Opplodictya*, and *Protodictya*, differences useful for recognizing the genus and species of sciomyzid larvae were found in cephalopharyngeal skeletons, posterior spiracular discs, anterior spiracles, and spinules of the integument (Neff, 1960).

Some experiments have been conducted to test the feasibility of using sciomyzid larvae as biological control agents against undesirable snails. Preliminary laboratory tests to determine whether tetanocerine larvae from North America will attack and kill snails hosts of human schistosomiasis from many parts of the world were summarized by Berg and Neff (1959). A field test to control the snail host of liver fluke in Hawaii looks

promising. Larvae of *Sepedon macropus*, reared from flies collected in Nicaragua, killed the liver fluke host snail and thrived so well on this diet that a large insectary colony was obtained (Berg, 1959). Releases in nature of adult flies were then made by Hawaiian entomologists on several islands of the Hawaiian group. The finding of eggs, larvae, pupae, and adults three months after the last releases in some areas indicates that this sciomyzid has been introduced successfully into Hawaii.

The evidence summarized here persuades me that statements in the general reference literature declaring that larvae of the *Sciomyzidae* are phytophagous, that they are chiefly saprophagous, that they feed on insects, and that they are catholic feeders, are wrong. They are not based upon any reliable evidence, but on pure speculation, on a coincidence, on a case of faulty logic, and on repeated instances of accepting statements of earlier writers without checking on their validity.

On the other hand, our own rearing work has revealed that 84 species, distributed among 12 nominate genera in America and 15 nominate genera in Europe and representing both subfamilies, feed on snails. Utilization of this food is thus very widespread among sciomyzid larvae, and the probability is strong that most if not all of the unknown larvae feed in the same way. We plan to extend and intensify this work in an effort to answer this and other interesting questions.

LITERATURE CITED

- BERG, C. O. 1953. Sciomyzid larvae (Diptera) that feed on snails. Jour. Parasitol. 39 (6): 630—636. — BERG, C. O. 1959. New approach to control of flukes. Farm Research. 25 (1): 8—9, 6 figs. — BERG, C. O., and NEFF, S. E. 1959. Preliminary tests of the ability of sciomyzid larvae (Diptera) to destroy snails of medical importance. Amer. Malacol. Union Repts. for 1958 (Bull. 25): 12—13. — BLAIR, K. G. 1933. *Lucina fasciata* Mg. bred from *Helix pisana*. Ent. Mo. Mag. 69: 102. — FOOTE, B. A., NEFF, S. E., and BERG, C. O. 1960. Biology and immature stages of *Atrichomelina pubera* (Diptera: *Sciomyzidae*). Ann. Ent. Soc. America. 53 (2): 192—199, 16 figs. — LUNDBECK, W. 1923. Some remarks on the biology of the *Sciomyzidae*, etc. Dansk Naturhist. Foren. Vidensk. Medd. 76: 101—109. — NEFF, S. E. 1960. Natural history and immature stages of certain species of *Sepedon*, *Hoplodictya* and *Protodictya*. (Diptera: *Sciomyzidae*). Unpublished doctoral thesis at Cornell University, Ithaca, N. Y. — WIRTH, W. W., and STONE, A. 1956. In Usinger, Aquatic insects of California, etc. Chapter 14. Aquatic Diptera. p. 372—482.

PHYLOGENETICAL SYSTEM OF THE SYRPHID-FLIES (SYRPHIDAE, DIPTERA) BASED UPON THE MALE GENITALIA STRUCTURE AND THE TYPE OF THE LARVAE

SLOBODAN GLUMAC

Agricultural Faculty Novi Sad — Yugoslavia

The hitherto systematization of the Syrphid species is based mainly upon the external morphology of the species, but as far biological or larval moments they are minimally used or not at all. The author has opportunity investigated male genitalia structure from 218 species from 92 genera. Author compared the data about male genitalia structure and this about larval degree of *Syrphidae* and make some conclusion about phylogeny of the hover-flies.

Genus *Heringia* belongs to the *Cheilosiniinae* in the old system. Larvae of this genus are aphidophagous, unlike the other *Cheilosiniinae*. The species from this genus have the male genitalia which is similar to the other aphidophagous *Syrphinae* (especially to the *Melanostoma*).

ous tribe, not in the other *Cheilosomatinae*. We find the similar case in the genus *Pipiza*, whose larvae are aphidophagous etc. In the other large group—*Eristalinae*, larvae are phytophagous. One of the genera, *Merodon*, has larvae which develop in the plant tissue, i. e. in the old system belongs to the quite different subfamily. To my way of thinking the identical type of the male genitalia structure could not be explained as an accident.

If the former system is accepted we must assume either that the larval stage of Syrphidae are quite independent on the evolutionary process in this family, what is rather unbelievable, as the great number of Syrphid species pass most of the time at the larval stage, or we have to suppose that the "primitive" species whose larvae are phytophagous (*Cheilosomatinae*) become species whose larvae are aphidophagous (*Syrphinae*) and from these come the species whose larvae live in the rotten matter (*Eristalinae*) so that at last they come species whose larvae are phytophagous and inhabit the living plants (*Melanostomatinae* p. 2).

In the system based upon the male genitalia structure the *Eristalis* group has the simplest male genitalia structure. The larvae of this family are saprophagous. From this group, in different directions other Syrphid group are formed. The carnivorous Syrphidae could be developed through the phytophagous species. Davidson has recorded that the carnivorous group of the *M. obscurus* could be at the early stage phytophagous. The same phenomenon is recorded for *M. mellissae* and for some of *Platydium* species. It is interesting to mention that tribes *Melanostomatina*, to which these species belong in respect of male genitalia structure takes also an intermediary position between two typical Syrphidae groups — phytophagous *Cheilosomatinae* and carnivorous *Syrphinae*. The genitalia structure of the genus *Oxygaster* is typical for the aphidophagous group. The larval degree of development is unknown but some authors (Hein) suppose that it is aphidophagous. Some tribes from the Sack system are named with the Syrphid group. They are *Baccharis* with aphidophagous larvae, and with male genitalia structure typical for the aphidophagous species. The *Paras* and *Rhinus* species have very complicated m. g. s., and their position has intermediary position between *Syrphinae* and *Cheilosomatinae* and belong to the group which have the highest evolutionary position. From the primary saprophagous species, phytophagous species could evolve through the species whose larvae live in the holes in decaying matter. Such way of evolution could be found in some *Eristalinae*, whose larvae of *Melanus* group live on plant sap, and from these species we can explain the evolutionary way of the type feeding on living plant tissue.

Among the species whose larvae are feeding on the plant tissue *Merodon* group has an interesting position. The male genitalia structure characteristic for the two typical aphidophagous genera, *Eumerus* and *Merodon*, can be found in the other two genera, *Paras* and *Tropidia*. It must be remarked that Hein recorded that *Eumerus* larvae are similar to the *Syrphus* larvae. Larvae *Syrphus* and *Tropidia* are feeding on the horse manure, but they are known for a fact in decaying potasses, narcissus and onions. It is possible that this is the way in which the typical phytophagous group is developed from the saprophagous.

The *Merodon* group has a different m. g. s. and a different larva type in comparison with the other *Merodoninae*. But similarity between this group and the other *Merodoninae* is available.

The system based upon the larval type supposes that the elementary group of Syrphidae is *Cheilosomatinae*. One branch of this group has evolved aphidophagous and phytophagous groups, i. e. including *Syrphinae* and *Cheilosomatinae*. The other branch are *Melanostomatinae*.

which are saprophagous and partly phytophagous. The special position have *Merodonidae*, whose larvae are phytophagous, too (exc. *Microdon* group).

If our conception of *Syrphidae* phylogeny is correct, we can foresee larval developing type of some species. The *Graptomyza* larvae must be carnivorous as well as *Chamaesyrphus* and *Chrysotoxum* larvae too. The *Nausigaster* species larvae live in plant tissue then must have *Eumerus* similar structure of the male genitalia.

It was recorded (Glumac 1959) that the male genitalia structure of the *Eristalomyia tenax* specimens from the different geographical regions had the same male genitalia structure. So, it seems that the male g. s. is a very constant character suitable for the systematical determination.

Key to the Families and Subfamilies of the Superfamily *Syrphoidea*.

1. Spermatophoric tube even, Basal phallus part well developed. Lateral wings well developed too. (Fam. *Merodonidae*) 8

— Spermatophoric tube single and basal part of phallus undeveloped, or if it is well developed then the lateral wings have not comblike hooks on the top. 2

2. Basal phallus part undeveloped. Lateral wings are either simple, or with pointed part on the top. 4

— The basal part of the phallus well developed and higher than the lateral wings. (Fam. *Syrphidae* s. str.) 3

3. Distyli extended. Basistyl undeveloped. Apical part of the phallus with complicated structure (Subfam. *Volucellini* p. p.)

— Distyli normally structured. Basistyl well developed. If the apical part of the phallus has complicated structure, distyli without extended parts. 7

4. Basal part of the phallus undeveloped. It is never higher than $\frac{1}{3}$ of the total phallus height. 5

— Basal part of the phallus well developed and it is higher than $\frac{1}{3}$ of the total phallus height. Lateral wings with pricklike creation which are, sometimes, comblike. In this case the spermatophoric tube is simple. Larvae are phytophagous or are feeding on the rotten plant matter. 9

5. Lateral wings undeveloped. The spermatophoric tube with hyalinised part on the top higher than the lateral wings of the phallus. (Subfam. *Sphaerophorinae*.)

— Lateral wings well developed, as a rule without emphasized hitinised and hyalinised parts. Exceptionally, there are more hyalinised hooklike parts, but not on the wings top. Larvae are saprophagous, sometimes live in the decaying plant matter or in the tree hole, etc. 6

6. Distyli elongated, without enlarged lateral parts. (Subfam. *Sphegininae*.)

— Distyli not elongated or with enlarged lateral parts. (Subfam. *Eristalinae*.)

7. Lateral phallus wings elliptic. Spermatophoric tube on the top more or less dilatated. Larvae of this family are carnivorous, often aphidophagous. (Subfam. *Syrphinae*.)

— Lateral wings of the phallus with two branches on the top. The effusions part of the spermatophoric tube has complicated structure. Larvae of this group are feeding on the living plant tissue, exceptionally are saprophagous. (Subfam. *Cheilosini*.)

8. Lateral wings without hooks on the top. Spermatophoric tubes, from which one is well developed, to the top straitened. Larvae of this group live in the ants' nests. (Subfam. *Microdontinae*.)

— Lateral wings with comblike hitinised hooks on the top. Spermatophoric tubes well developed, on the top enlarged. Larvae of the species which belong to this group are feeding on living plant tissue (are phytophagous) or on decaying plant tissue, or on the manure. (Subfam. *Merodontinae*.)

9. Species without hooks on the lateral wings. Distyls more developed than basistyl. The basal part of wings enlarged or modified. Heterogenous group containing different genera. 10

—. Species without hooks on the lateral wings. Forceps with moderately developed basistyl and distyls. Distyls simply structured. (Subfam. *Milesiinae*.)

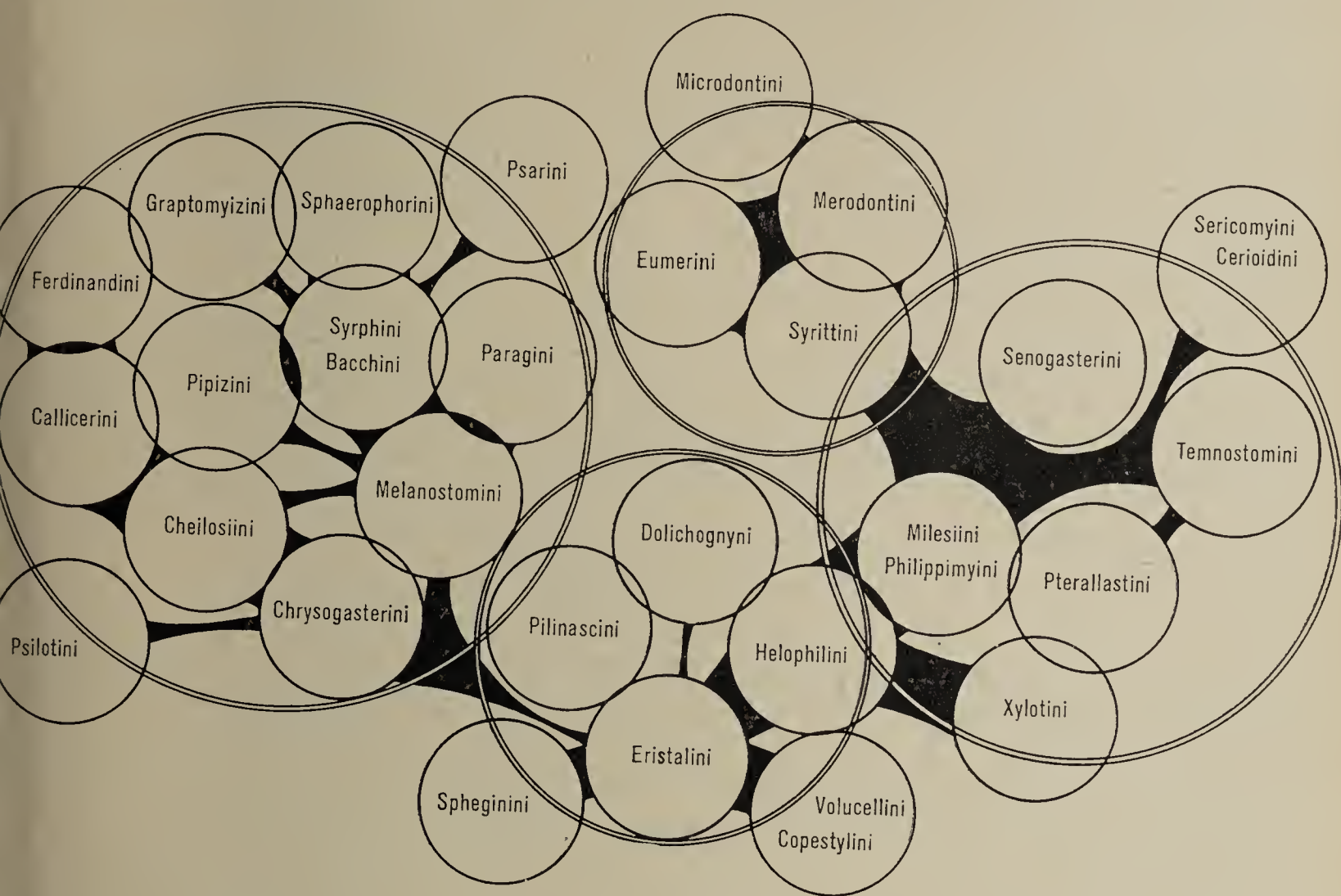
10. Lateral wings archlike. Forceps asymetrically structured. (Subfam. *Ceriodinae*.)

—. Lateral wings are not archlike.

11

11. Basal part of the phallus especially developed and enlarged. Lateral wings with hitinous, especially enlarged apical part. Forceps simply structured. (Subfam. *Temnostominae*.)

—. Basal part of the phallus less developed, never enlarged. On the lateral wings hitinous prickles. Forceps structure, as a rule, complicated. (Subfam. *Xylotinae*.)



Characteristics of the investigated families of the superfamily

SYRPHOIDEA

Family Eristalidae

This family contained genery which basal apart of the phallus are undeveloped, or if are best developed, than the lateral wings are growth together in the front part. Lateral wings formed as a two lamella not especially differenced. Forceps simple structured. Distyls developed as that the basistyl is. Larvae saprophagous. This family contained subfamilies.

Eristalinae with 4 tribe: *Eristalini* (*Eristalis* Ltr., *Myiatropa* Rnd., *Simoides* Lw., *Axona* Lw., *Phytomyia* Guerin, *Protylocera* Bezzi, *Eristalomys* Rnd., *Liops* Rnd., *Meromacrus* Rnd., *Aemosyrphus* Bigot.); *Helophilini* (*Helophilus* Mg., *Eurhimyia* Bigot., *Eristalinus* Rnd., *Lathyrophthalmus* Scop., *Eristalodes* Mik, *Mesembrius* Rnd., *Parhelophilus* Girsch.); *Dolichognyni* (*Dolichognyna* Macq.); *Pilinascini* (*Pilinascia* Malloch.).

Sphegininae: only one tribe — *Spheginini* (*Sphegina* Mg., *Neoascia* Williston.).

Volucellinae: *Volucellini* (*Volucella* Geoffr.); *Copestylini* (*Copestylum* Macq.).

Family Milesiidae

Basal part of the phallus well developed, and the lateral wings on the top metamorphosed in the hooks with prickles or comblike. Spermatophoric tube single, complicated structured in the apical part. Forceps in the basal part of the distyls dilatated. By the species and genera which larvae developing degree are known larvae live in the decaying trunks. To this family belong 4 subfamilies.

Milesiinae: *Milesiini* (*Milesia* Ltr., *Spilomyia* Rnd., *Myiolepta* Newman, *Brachypalpus* Macq., *Calliprobola* Rnd., *Sterphus* Philippi); *Philippimyini* (*Philippimyia* Shannon, *Hammerschmidtia* Schummel, *Brachyopa* Mg.).

Xylotinae: *Xylotini* (*Xylota* Mg., *Xylotomima* Shannon, *Crepidomyia* Shannon).

Temnostominae: *Temnostomini* (*Temnostoma* St. Farg. & Serv., *Deineches* Walk., *Somula* Macq.); *Senogasterini* (*Senogaster* Mg., *Criorrhina* Mg., *Penthesilea* Mg.); *Pterallastini* (*Pterallastes* Lw., *Cynorhina* Will., *Pocota* St. Farg. & Serv., *Teuchocnemis* Ost. Sacken).

Ceriodinae: *Ceriodini* (*Ceriodes* Rnd., *Monoceromyia* Shannon); *Sericomyini* (*Sericomyia* Mg., *Arctophila* Schin.).

Family Syrphidae s. str.

This family included genera which basal part of the phallus are well developed and higher than $\frac{2}{3}$ of the total phallus height. Spermatophoric tube well developed and auto-phallus height, in the apical part enlarged. Lateral wings moderately developed, more or less oval. Distyls developed as that the basistyl is. Larvae carnivorous but the some juveniles form are phytophagous. Some subfamilies have phytophagous larvae. This family contained 4 subfamilies.

Syrphinae: *Syrphini* (*Syrphus* Mg., *Didea* Macq., *Ischyrosyrphus* Bigot., *Epistrophe* Walk., *Xanthogramma* Mik., *Lasiopticus* Rnd., *Leucozona* Schin., *Pyrophaena* Schin., *Chamaesyrphus* Mik.); *Chrysotoxini* (*Chrysotoxum* Mg.), *Bacchini* (*Baccha* Fabr., *Salpingaster* Schin., *Doros* Mg.); *Graptomyzini* (*Graptomyza* Wied.); *Psarini* (*Psarus* Latr., *Rhingia* Scop.); *Paragini* (*Paragus* Ltr.); *Melanostomini* (*Melanostoma* Schin., *Platycheirus* St. Farg. & Serv., *Xanthandrus* Verr.); *Pipizini* (*Pipiza* Fall., *Heryngia* Rnd.).

Sphaerophorinae — This subfamily contain only one tribe which is monogeneric. The basal part of the phallus is not well developed and spermatophoric tube have very complicated structure and hyalinised structures on the top. Only one tribe *Sphaerophorini* (*Sphaerophoria* St. Farg. & Serv.).

Cheilosinae with 4 tribe: *Cheilosini* (*Cheilosia* Mg.); *Chrysogasterini* (*Chrysogaster* Mg., *Liogaster* Rnd., *Orthoneura* Macq.); *Callicerini* (*Callicera* Panz.); *Ferdinandini* (*Ferdinanda* Rnd.).

Psilotinae: *Psilotini* (*Psilota* Mg.).

Family Merodonidae

Basal part of the phallus well developed. The lateral wings with or without comblike hooks on the top. The spermatophoric tube even. Forceps with less developed basistyl. Distyls complicated structured. Larvae live in the living plant tissue or in the decayed organic matter plant nature, or as scavengers in the ant nests. Two subfamilies.

Merodontinae: *Merodontini* (*Merodon* Mg., *Platynochaetus* Wied.); *Eumerini* (*Eumerus* Mg., *Nausigaster* [?]); *Syritini* (*Syritta* St. Farg. & Serv., *Tropidia* Mg.).

Microdontinae with one tribe: *Microdontini* (*Microdon* Mg.).

A PRELIMINARY STUDY OF THE GENITALIA OF CHILEAN SYRPHIDAE

M. ETCHEVERRY and R. D. SHENEFELT¹

INTRODUCTION

A taxonomic character is defined by Mayr as "any attribute of an organism or of a group of organisms by which it differs from an organism belonging to the same category". Thus the character has a double function: a diagnostic aspect as an indicator of difference, and a synthetic as an indicator of relationship.

Characters as colour markings, shape, and size, though often used as distinguishing features, may vary to a degree where they become inadequate for taxonomic purposes unless the extent of such variation is thoroughly investigated.

As in other orders, the genitalia will ultimately supply important characters for classifying the order *Diptera*. Although the male genitalia have features distinctive of families and subfamilies in many cases, not much has been done in analyzing the primary sexual characters within most families in *Diptera*. The genitalia of the *Syrphidae* have not been studied extensively and few references to the structures are available.

A comparative study of the male and female genitalia of Chilean *Syrphidae* was undertaken in the hope of establishing a dependable basis for genera or other categories within the Chilean members of the family. Many characters have been found in the genitalia of both sexes, some of which appear to be more reliable than others and are used in the two keys.

The results presented here are necessarily preliminary. Many features remain to be studied and other approaches to the same problem must be made. It is hoped that the increased knowledge of these characters will help in leading toward a more stable classification of the *Syrphidae*.

REVIEW OF LITERATURE

A. Male genitalia

Verral (1901) observed that the parts are twisted asymmetrically to the right, and gave superficial drawings of the parts of two species. Wesche (1906) described and figured some structures in three species. Berlese (1909) presented an excellent figure of *Eristalis tenax*. Herve-Bazin (1913) made occasional reference to the genitalia but included no description of the parts.

Dr. C. L. Metcalf (1921) has written by far the most thorough paper on the male genitalia of *Syrphidae*. Metcalf stressed the value of studies of the genitalia and demonstrated that the structural features of the male genitalia provide reliable taxonomic characters. He gave excellent figures of 81 species belonging to 36 genera. He also described the structures well and explained fully the process of relaxing, clearing, and mounting of specimens for study.

Cole (1927), following Metcalf's paper, studied ten species in eight genera. Collin (1931) used the structure of the chitinous box for the separation of three closely related species of the genus *Syrphus*. Crampton (1936, 1941 and 1942) published good descriptions and drawings of five species, and in 1944, characterized *Syrphomorpha* and *Syrphoidea* on genital characters.

Metcalf's findings were confirmed by Prof. C. L. Fluke. From 1945 on, Fluke published papers in which drawings or descriptions of genitalia are given. In the extensive studies of the male genitalia of the genera allied to *Syrphus*, of the flies related to *Volucella scutellata*, of the *Myo-ctini*, and *Melanostomini*, the figures show clearly that the genitalia possess differences adequate for the separation of genera, subgenera and closely related species. By utilizing the genitalia of Fluke was able to arrive at important conclusions regarding the nature and extent of certain genera.

Zumt and Heinz published a paper in 1949 dealing with the genitalia of *Eristalis tenax*. Aczel (1954), studying the genitalia of *Diptera*, delimited the Capylopyga in which the *Syrphidae* was included. Stuckenberg (1954) studied the *Paragus* complex. He found that many characters were available in the genitalia, that these showed great interspecific differences, but were very constant within a species.

Sedman (1955) studied the genitalia of male *Cheilosinae* and published a paper in April 1959 on the genitalia of the genus *Chrysogaster* s. l. Thirteen species were studied and the genitalia drawn.

¹ Instituto Pedagógico, Universidad de Chile and Department of Entomology, College of Agriculture University of Wisconsin, respectively.

B. Female genitalia

It was in the early fifties of the last century that Lacaze-Duthiers first ventured to homologize the genitalia of the different families of *Diptera*. He studied and drew three species of *Syrphidae*.

Wesche (1906) described and gave figures of some structures within three species. These are the only two papers found in which direct information on the female genitalia of the syrphid flies is included.

MATERIALS AND METHODS

In the present study of the genitalia of the Chilean *Syrphidae* an attempt is made to point out structural characters for separating the family into subfamilies which contain natural groups of genera, and, in addition, to give characters for the definition of the genera themselves.

A. Materials

All the specimens studied belong to the collection of the Instituto Pedagógico of the University of Chile and were determined by the late Prof. C. L. Fluke of the University of Wisconsin.

The specimens were collected from areas throughout Chile. At least a male and a female from the same locality were selected for study. Usually ten males and ten females of each species were dissected for consideration of possible individual variations.

Only six subfamilies and 26 genera of *Syrphidae* are known from Chile. Studying the number of species within the genera, it has been found that 30% of the genera have only one species; 35% have two or three species; and only 35% have four or more species. Approximately 30% of the genera are endemic, and in general only the descriptions of these are known because the types are lost. Nine genera of the subfamilies *Cheilosinae* and *Xylotinae* are in this situation.

Because of this background the following species were selected for study:

1. *Pipiza aurantipes* (Bigot), *Cheilosinae*.
2. *Eristalis tenax* (Linnaeus), *Eristalinae*.
3. *Microdon violaceus* (Macquart), *Microdontinae*.
4. *Dolichogyna chilensis* (Guerin), *Syrphinae*.

5. *Melanostoma chalconotus* (Philippi), *Syrphinae*.
6. *Scaeva melanostoma* (Macquart), *Syrphinae*.
7. *Syrphus octomaculatus* (Walker), *Syrphinae*.
8. *Volucella scutellata* (Macquart), *Volucellinae*.
9. *Sterphus coeruleus* (Rondani), *Xylotinae*.

B. Method of procedure

Two kinds of material were used; freshly killed specimens and dried, pinned ones. The pinned specimens were relaxed (in a desiccator) for two days using ethyl acetate one part, 95% ethyl alcohol one part and distilled water one part. Following relaxation, the genitalia were carefully removed with a dissecting needle. The entire abdomen was removed from some specimens for study. If the material was freshly killed only the abdomen or the genitalia was removed.

The fresh or relaxed portion was moistened in 95% ethyl alcohol for a few seconds. Then the structures were dropped into 10% caustic potash for 24 to 36 hours. The length of time the genitalia were left in the caustic potash depended on the sclerotization of the structures.

After the structures had soaked long enough to dissolve most of the non-sclerotized parts, they were removed and placed in watch glasses containing warm water. Here the genitalia or the abdomen were cleaned with the help of special needles and a camel's hair brush. Then they were further cleaned by repeated washing in warm water. After this they were removed to 85% ethyl alcohol where the dissection was done.

Following dissection, the structures were placed in 95% ethyl alcohol and covered by pieces of glass to maintain desired position of structures for study. After 24 hours they were removed to carbol-xylol for 3 to 24 hours, then transferred to xylol for 10 to 24 hours.

The structures were now ready for mounting. The structure was placed in a small drop of Canada balsam on a slide and positioned. After five or ten days, when the Canada balsam had partially dried, more Canada balsam was added. Small pieces of glass of various thicknesses were used to give sufficient depth to permit mounting without distortion. Finally a cover glass was placed over the genitalia.

The structures were mounted in dorsal, ventral and lateral positions. After mounting, the slides were labeled, the label bearing data corresponding to that on the insect. Each slide was numbered to correspond to a number on a small label attached to the insect at the time of the removal of the structures.

A binocular Zeiss-Opton was used for studying, dissection, mounting, and drawing the genitalia. The drawings record the general morphological structure of the parts. A Galileo-type projection apparatus was used with a Leitz microscope for making drawings. Usually they were one in the three positions obtained from the slides.

MALE GENITALIA

The abdomen of all syrphid flies is divided into two well marked areas: the preabdomen and the postabdomen. The preabdomen of *Syrphidae* consists of three, four or five segments and the postabdomen of four or five segments.

The male genitalia are found in the postabdomen and include the aedeagus and the andrium. The eighth segment bears the complicated aedeagus which can be conveniently divided into two systems: the axial and the peripheral.

The peripheral system is composed of the penis sheath and its appendages: the lingula, the superior and the inferior lobes. All of these appendages are very variable. The penis sheath is usually smooth, shining and cylindrical in shape, with a great variety of modifications and specializations.

The axial system is composed of the ejaculatory duct and its associated structures: ejaculatory apodeme, ejaculatory sac, sustentacular apodeme, chitinous box, ejaculatory hood and internal lobe. The axial system was not studied during the present investigation.

The ninth segment is called the andrium and is the true genital segment of the male. The andrium is composed of the tergite, called the epandrium, and the sternite or hypanthium. The posterior portion of the epandrium bears a pair of styli (paraboli, claspers, etc.) laterally, and dorsally it carries a pair of cerci.

The styli are the largest paired appendages of the postabdomen. They stand more or less parallel to each other at the caudo-lateral corners of the epandrium. The shape of the styli varies in the different genera and species. Typically they are erect.

The cerci are the simplest and least variable of the appendages. They are usually one-segmented, sessile, semi-oval and lie closely parallel on either side of the anal opening.

After studying the male genitalia of the Chilean *Syrphidae* the following conclusions were drawn:

1. In the *Syrphinae* studied there are five segments in the preabdomen, while the *Cheilosinae*, *Eristalinae*, *Microdontinae*, *Volucellinae* and *Xylotinae* have either three or four segments.

2. *Eristalinae* do not have the apex of the postabdomen reflexed under the abdomen, in contrast with all the other subfamilies.

3. *Microdontinae* (*Microdon*) is the only subfamily possessing a long, double, and slender ejaculatory process.

4. Tergites six, seven and eight are very well sclerotized in *Microdontinae* (*Microdon*); moderately to feebly sclerotized in *Cheilosinae* (*Pipiza*), *Eristalinae* (*Eristalis*), *Volucellinae* (*Volucella*), *Xylotinae* (*Sterphus*), and in some *Syrphinae* (*Dolichogyna*, *Scaeva*). The tergites are apparently not at all sclerotized in other *Syrphinae* (*Syrphus*, *Melanostoma*).

5. The styli are longer than wide in *Cheilosinae* (*Pipiza*), *Volucellinae* (*Volucella*) and some *Syrphinae* (*Dolichogyna*, *Scaeva*).

6. The epandrium is elongated only in *Cheilosinae* (*Pipiza*).

7. Within *Syrphinae*, the cerci and styli are more than twice the length of the andrium only in the genus *Dolichogyna*.

8. In *Syrphinae*, only the genus *Syrphus* presents a lingula on the penis sheath.

9. In *Syrphinae*, the styli are branched only in the genus *Melanostoma*.

After studying the different structures of the nine males the following key was prepared.

1. (10) Preabdomen with three or four segments.
2. (3) With a very long, double and slender ejaculatory process; styli boot-shaped (Fig. 1).
3. (2) With ejaculatory process of other shape.
4. (5) Epandrium elongated subequal in length with penis sheath (Fig. 2).
5. (4) Epandrium not elongated.
6. (7) Styli subquadrangular, as long as wide (Fig. 3).
7. (6) Styli not subquadrangular, usually longer than wide.
8. (9) Cerci and styli lobe-shape (Fig. 4).
9. (8) Cerci subquadrangular and styli hook-shaped (Fig. 5).
10. (1) Preabdomen with five segments.
11. (12) Cerci and styli more than twice the length of the epandrium (Fig. 6).
12. (11) Cerci and styli less than twice the length of the epandrium.
13. (14) Styli with a thumb-like branch (Fig. 7).
14. (13) Styli unbranched.
15. (16) Penis sheath with an elongate cylindrical lingula (Fig. 8).
16. (15) Penis sheath without lingula (Fig. 9).

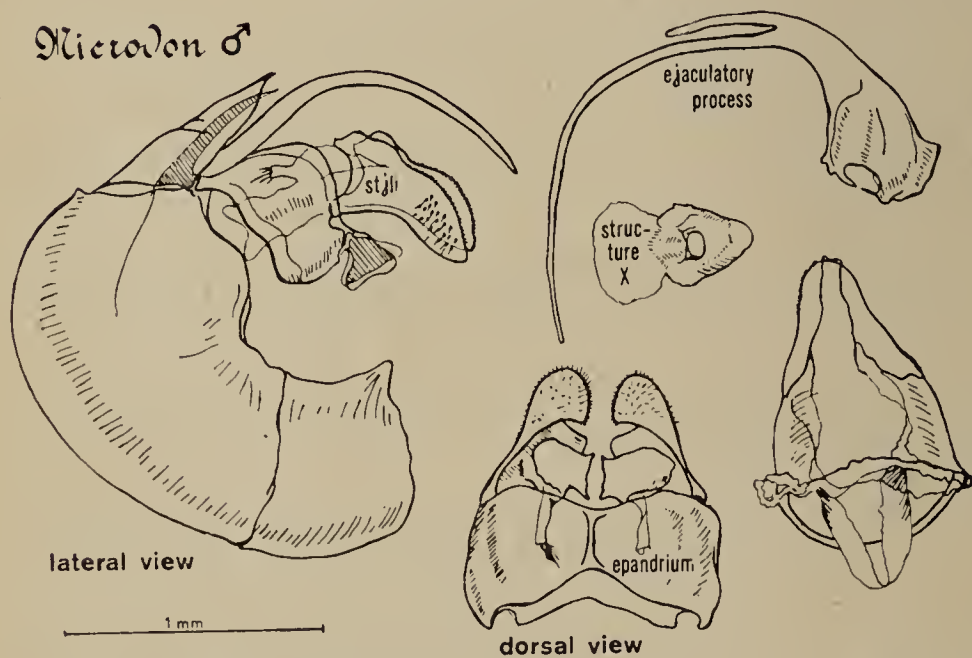


Fig. 1. *Microdon violaceus* (Macquart)

Fig. 2. *Pipiza aurantipes* (Bigot)

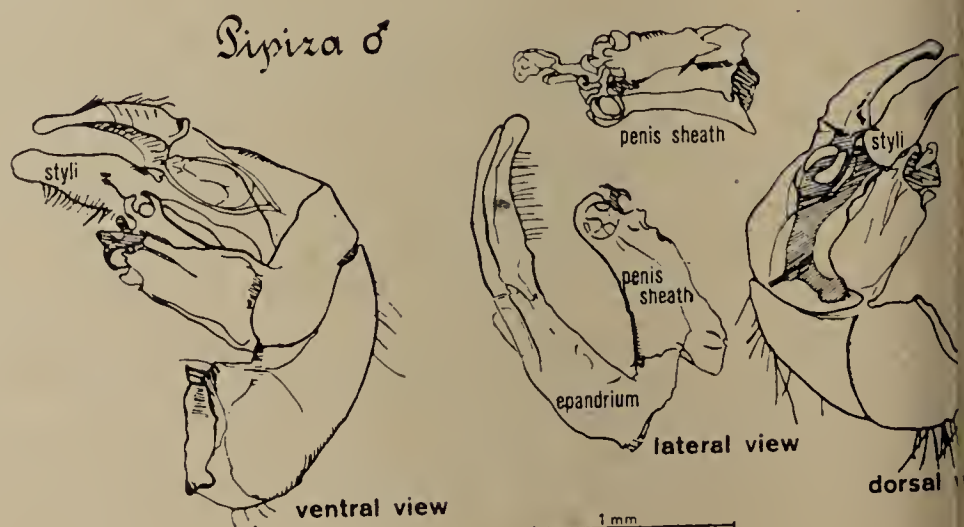
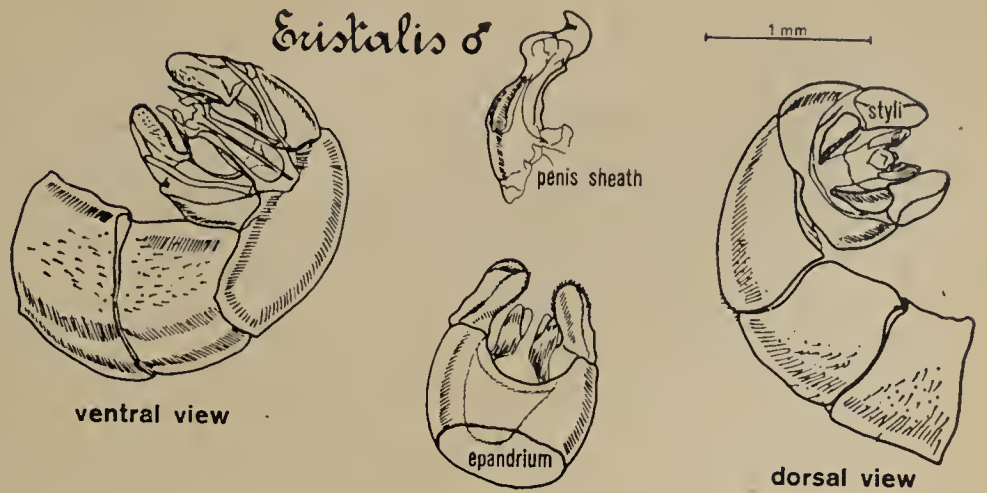


Fig. 3. *Eristalis tenax* (Linnaeus)



Volucella ♂

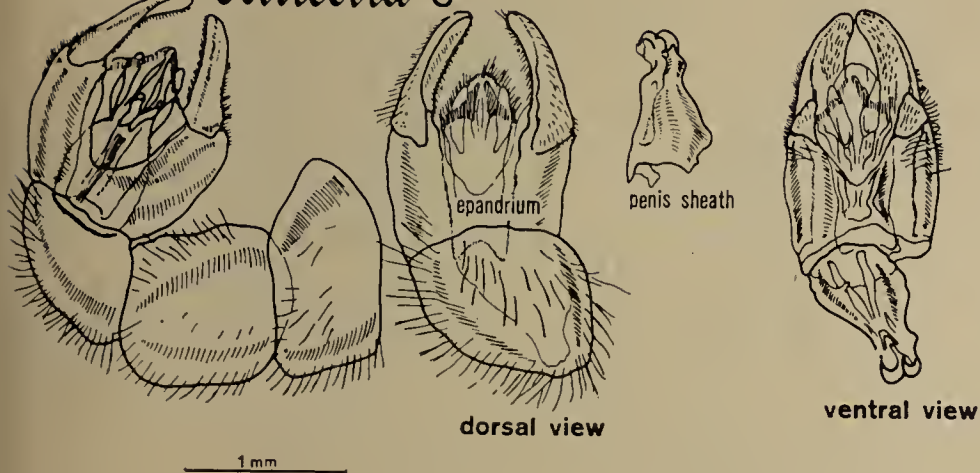
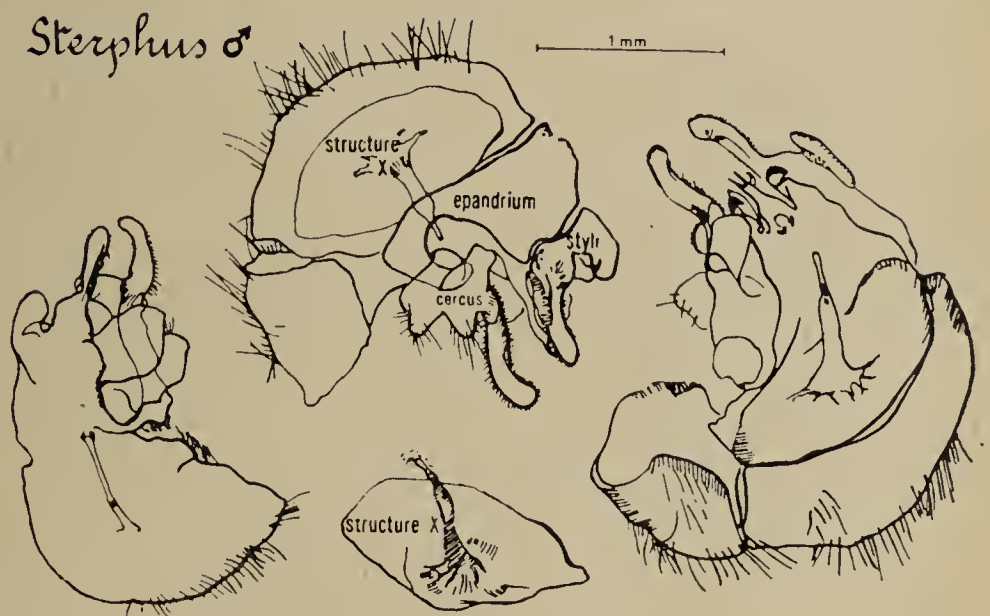


Fig. 4. *Volucella scutellata* (Macquart)

Fig. 5. *Sterphus coeruleus* (Rondani)



Dolichogyna ♂

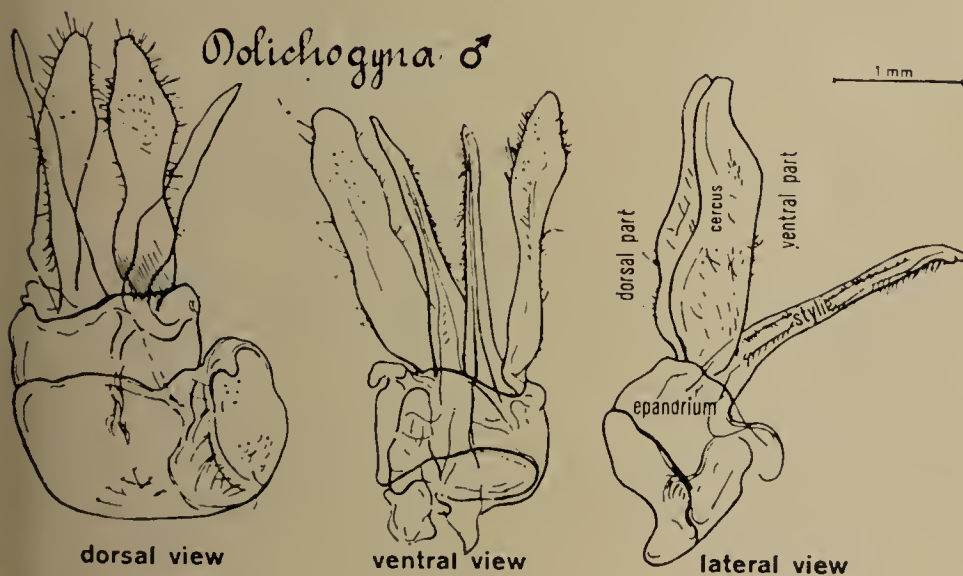
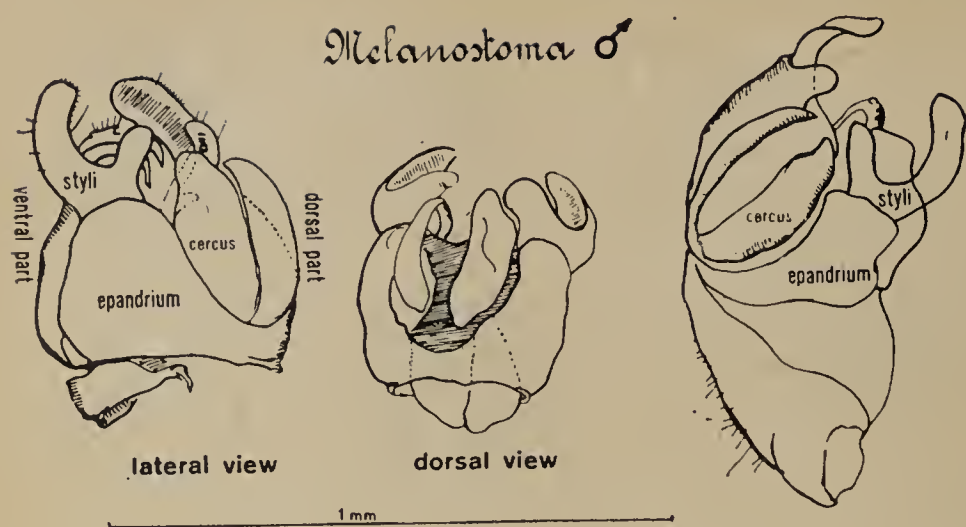
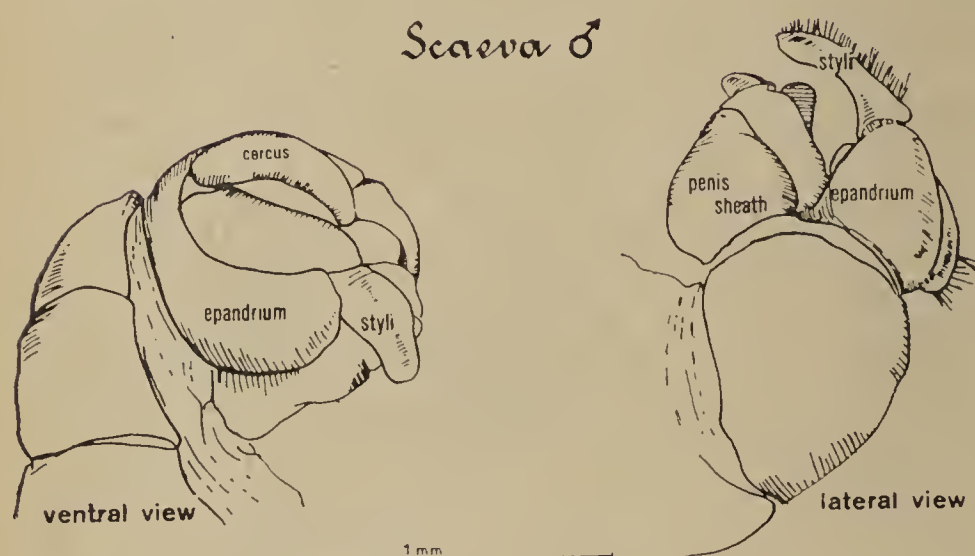
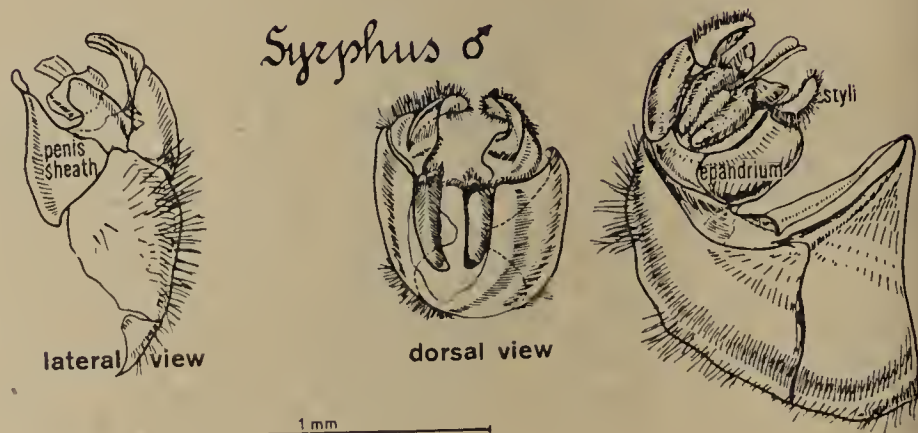


Fig. 6. *Dolichogyna chilensis* (Guerin)

Fig. 8. *Syrphus octomaculatus* (Walker)

FEMALE GENITALIA

The postabdomen of the female, which is formed by the seventh, eighth and ninth segments with their appendages, plays an active part in the mating process. The segments of the postabdomen are extremely slender and form a telescopic egg-laying tube (ovipositor or ovicauda).

The female genitalia include the genital plate, the cerci, the spermatheca and the gonopore.

The ninth sternite is termed the genital plate (subgenital or postgenital plate) and lies immediately ventrad to the cerci. This plate is usually well sclerotized.

The cerci are conspicuous and serve as egg guides. The spermathecae are variously-shaped structures lying at the base of the ninth segment or in the eighth segment. This structure was not studied. The gonopore, the opening of the oviduct, is located between the eighth and ninth sternites.

After studying the material, the following conclusions were drawn regarding Chilean specimens:

1. The genital plate is formed by two or three sclerites in the subfamilies *Cheilosinae* (*Pipiza*), *Eristalinae* (*Eristalis*), and in *Dolichogyna* in the *Syrphinae*. In the *Microdontinae* (*Microdon*), *Volucellinae* (*Volucella*) *Xylotinae* (*Sterphus*) and three genera of *Syrphinae* (*Melanostoma*, *Scaeva* and *Syrphus*) the genital plate is formed by one sclerite.

2. The genital plate has apophyses in the subfamilies *Microdontinae* (*Microdon*) and *Xylotinae* (*Sterphus*).

After studying the genitalia the following key was prepared:

1. (6) Genital plate formed by two or three sclerites.
2. (3) Genital plate formed by three asymmetrical sclerites, cerci more or less triangular in shape (Fig. 10).
3. (2) Genital plate formed by two symmetrical sclerites.
4. (5) Cerci as long as genital plate (Fig. 11).
5. (4) Cerci shorter than genital plate (Fig. 11).
6. (1) Genital plate formed by one sclerite.

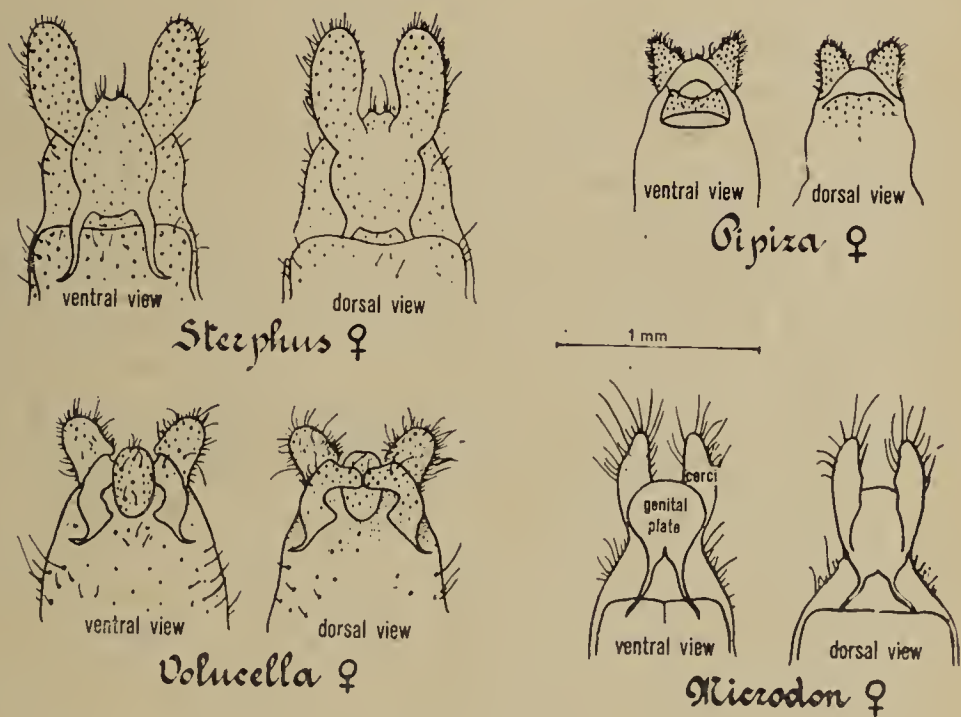


Fig. 10. *Pipiza aurantipes* (Bigot), *Microdon violaceus* (Macquart), *Sterphus coerules* (Rondini), *Volucella scutellata* (Macquart)

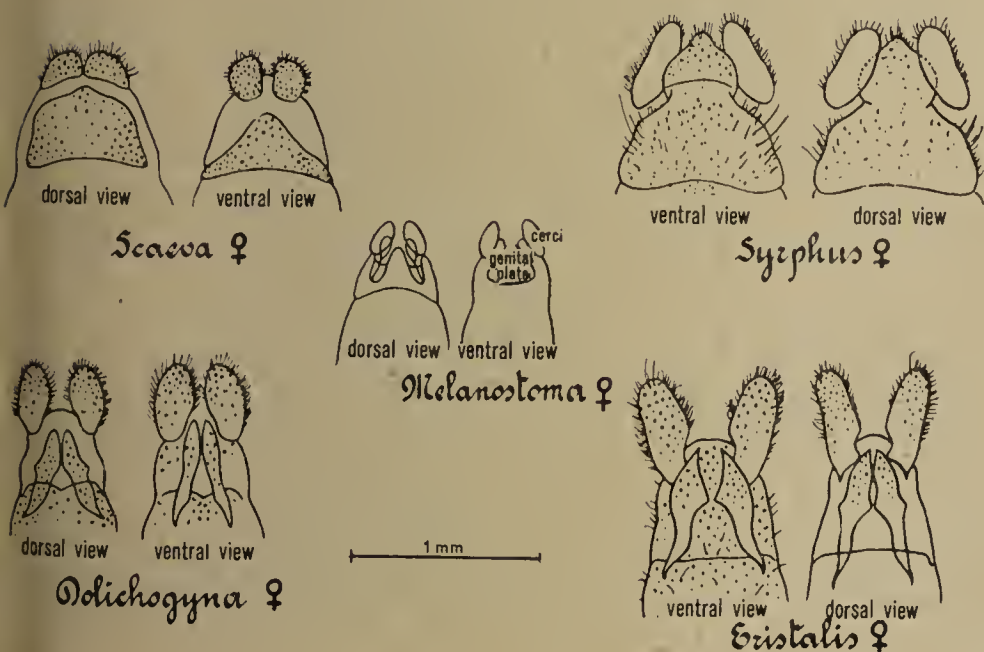


Fig. 11. *Eristalis tenax* (Linnaeus), *Dolichogyna chilensis* (Guerin), *Melanostoma chalconotus* (Philippi), *Scaeva melanostoma* (Macquart), *Syrphus octomaculatus* (Walker)

7. (10) Genital plate with two long cephalad apophyses, cerci longer than wide.
8. (9) Apophyses of the genital plate forming a V, meeting in an acute angle (Fig. 10).
9. (8) Apophyses of the genital plate opening as a U, broadly separated at the base (Fig. 10).
10. (7) Genital plate without apophyses.
11. (12) Genital plate ovate in shape (Fig. 10).
12. (11) Genital plate not ovate.
13. (16) Genital plate subtriangular.
14. (15) Genital plate extending between the two cerci (Fig. 11).
15. (14) Genital plate ending before the cerci and as wide as the body (Fig. 11).
16. (13) Genital plate not subtriangular in shape; cerci longer than wide (Fig. 11).

LITERATURE CITED

- ACZEL, M. L. 1954. *Orthopyga* and *Campylopyga*, new divisions of *Diptera*. Ann. Ent. Soc. Amer. 47: 75—80. — BERLESE, A. 1909. Gli Insetti 1: 326—328. — COLE, F. R. 1927. A study of the terminal structures of the male *Diptera*. Proc. Calif. Acad. Sci. 16: 397—499. — COLIN, J. 1931. Notes on some *Syrphidae*. Ent. Mon. Mag. 67: 153—159 and 177—182. — CRAMPTON, G. C. 1936. Suggestions for a new interpretation of the postabdomen in male Cyclorrhaphous *Diptera*. Bull. Brook. Ent. Soc. 31: 141—148, 1 pl. — CRAMPTON, G. C. 1941. The terminal abdominal structures of male *Diptera*. Psyche 48: 79—92, 2 pls. — CRAMPTON, G. C. 1942. The external morphology of the *Diptera*, in Guide to the Insects of Connecticut, Part 6, fasc. 1. Bull. Conn. Geol. Nat. Hist. Surv. 64: 10—165, 15 pls. — CRAMPTON, G. C. 1944. A comparative morphological study of the terminalia of male Calyptrate Cyclorrhaphous *Diptera* and their Acalyptrate relatives. Bull. Brook. Ent. Soc. 39: 1—31. — EMDEN, F. I. van. 1953. The male genitalia of *Diptera* and their taxonomic value. Proc. 9th Int. Cong. Ent. 2: 22—25. — EMDEN, F. I. van and Willi HENNIG. 1956. Taxonomist's glossary of genitalia in insects. 21, *Diptera*: 111—122, 2 pls. — FLUKE, C. L. 1950. The male genitalia of *Syrphus*, *Epistrophe* and related genera. Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts and Lett. 40: 115—148. — FLUKE, C. L. 1951. Syrphid flies related to *Volucella scutellata* Macquart. Amer. Mus. Nov. 1503: 83 pp. — FLUKE, C. L. 1951. The genus *Dolichogyna*. Acta Zool. Lill. 12: 465—478. — FLUKE, C. L. 1952. The *Metasyrphus* species of North America. Amer. Mus. Nov. 1590: 27 pp. — FLUKE, C. L. 1957. A study of the male genitalia of the *Melanostomini*. Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts and Lett. 46: 261—279. — HERVE-BAZIN, J. 1913. *Syrphidae* recueillie au Congo Belga par le Dr. J. Bequaert. Rev. Zool. Afr. 3 (2—3). — LACAZE-DUTHIERS, H. 1853. De l'armature genitale femelle des insectes. Ann. Sc. Nat. Ser. 3 (Zool) 19: 69—88, 4 pls. — METCALF, C. L. 1921. The genitalia of the male *Syrphidae*; their morphology with especial reference to its taxonomic significance. Ann. Ent. Soc. Amer. 14 (3): 169—226, 11 pls. — QUATE, L. M. 1956. A revision of the *Psychodidae* (*Diptera*) in America North of Mexico. Univ. Calif. Pub. Ent. 10: 103—273. — SEDMAN, Y. 1955. The genitalia of male *Cheilosinae*. Thesis, University of Wisconsin, 128 pp., 18 pls. — SEDMAN, Y. 1959. Male genitalia in the subfamily *Cheilosinae*, genus *Chrysogaster* s. l., Proc. Ent. Soc. Wash. 61 (2): 49—58, 2 pls. — STUCKENBERG, B. R. 1954. Studies on *Paragus* complex with descriptions of new species. Rev. Zool. et Bot. Afr. 49 (1—2): 97—139. — STUCKENBERG, B. R. 1954. The *Paragus* complex with descriptions of new species. Trans. Roy. Ent. Soc. Lond. 105 (17): 393—422. — VERRAL, G. H. 1901. British flies. 8: 1—691. — WESCHE, W. 1906. The genitalia of both sexes of the *Diptera* and their relation to the armature of the mouth. Trans. Linn. Soc. Lond. 9 (2): 339—386, 7 pls. — ZUMPT, F. and H. HAINZ. 1949. Studie on the sexual armature of *Diptera*. A contribution to the study of the morphology and homology of the male terminalia of *Eristalis tenax*. Ent. Mon. Mag. 85: 299—300.

ÜBER DIE DIPTERENFAUNA IN DEN GÄNGEN VON FELDMÄUSEN (*Microtus arvalis*)

WALTER HACKMAN

Über Dipteren in Gängen von Mikromammalien findet man in der Literatur meistens nur verstreute Angaben. Eine Ausnahme bilden zwar Heselhaus' (1913) Arbeit über die Arthropoden in Maulwurfsnestern, wo H. Schmitz eine Liste der Dipteren publiziert hat, und weiter zwei Arbeiten von L. Falcoz (1915) und (1921), wo alle ältere Angaben über die s. g. pholeophile Dipterenfauna zusammengestellt sind. Über die Dipteren der Feldmäusegänge ist aber sehr wenig in der Literatur zu finden.

Meine Untersuchung begann ich im Sommer 1959 auf einer kleinen Insel, Småholmen, nicht weit von Helsingfors, an der Küste Südfinnlands. Auf der Insel war die Feldmaus (*Microtus arvalis*) sehr häufig im J. 1959, und etwa 30 Mäuselöcher wurden von mir den Sommer hindurch bis zum späten Herbst untersucht. Die Dipteren wurden teils mit in die Löcher eingeschobenen Trichterfallen (Fig. 1), teils von der Mündung mit Exhaustor eingesammelt. Später, im Herbst 1959 und im Sommer 1960, habe ich auch andere Fangmethoden verwendet, Ethylenglykol-Fallen und Köderfallen. Besonders die Ethylenglykol-Fallen, im Boden des Mäuseganges eingesenkt, haben sich als sehr effektiv erwiesen. Die Temperatur in den meistens nur 10—15 cm tiefen Gängen wurde mit einem Thermograph und mit Maximum-Minimum-Thermometern gemessen.

Auf der Insel, wo die Untersuchung gemacht wurde, sind die Feldmausgänge in verschiedenen Biotopen zu finden, im sonnenexponierten krautbewachsenen Gartenboden, im schattigen Erlenhain, zwischen den Wurzeln von Bäumen in Nadelwäldungen. Sehr oft werden die Gänge unter Baumstümpfen gegraben. In den Gängen, etwa 10 cm unter der Bodenoberfläche, hielt sich die Temperatur im Juni—Juli um etwa $+10^{\circ}\text{C}$ mit Tagesschwankungen von etwa $2\text{--}3^{\circ}\text{C}$ in schattigen Lokalitäten und $5\text{--}6^{\circ}$ Fluktuation an sonnenexponierten Stellen. Wegen des extrem regenarmen und warmen Sommers 1959 stieg die Temperatur in den Gängen allmählich im Hochsommer bis etwa 15° , und die Tagesschwankungen wurden größer, in sonnenexponierten Böden etwa 10° . Im Herbst sank die Gangtemperatur sehr langsam und Ende Oktober war die Minimum-Temperatur trotz mehrerer Nachtfröste noch einige Grade über Null. Aus dem Obigen geht hervor, daß der Temperaturfaktor in den Gängen sehr stark ausgeglichen wird und die Aktivitätsperiode der hier lebenden Insekten gegen den Herbst verlängert. Wenigstens tiefer in den Gängen bleibt sicher die relative Luftfeuchtigkeit hoch und ziemlich konstant. Im August wurde während der trockensten Zeit in einem Gang 10 cm von der Mündung 81% r. F. gemessen.

Das eingesammelte Material enthielt 90 Dipterenarten und insgesamt etwa 450 Exx. Es waren hier 21 Familien vertreten, von denen ich hier nur die an Individuen reichsten erwähne:

Sciaridae (8 Arten, Dominanz etwa 8%), *Leptidae* (2 Arten, Dom. 5%), *Empididae* (4 Arten, Dom. 18%), *Phoridae* (17 Arten, Dom. 12%), *Helomyzidae* (10 Arten, Dom. 9%), *Borboridae* (10 Arten, Dom. 20%), *Muscidae* (8 Arten, Dom. 14%).

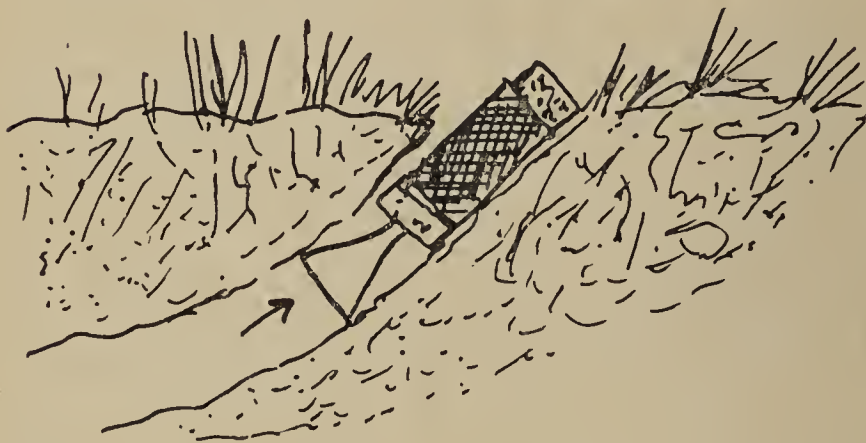
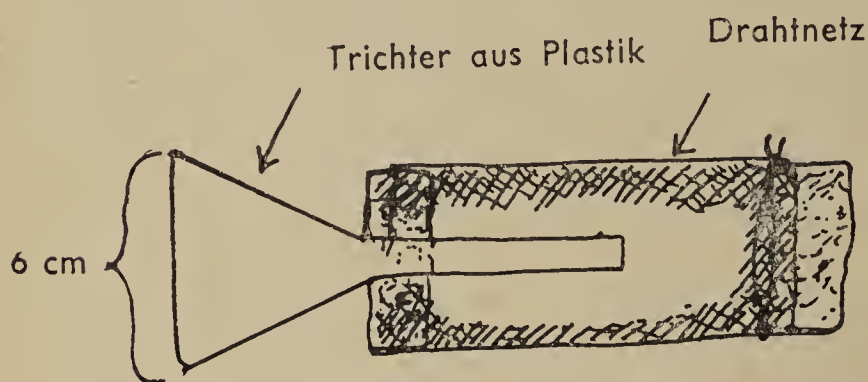
Es muß hier berücksichtigt werden, daß die benutzten Trichterfallen nur diejenigen Dipteren fangen, die sich gegen die Mündung des Ganges bewegen. Die Fangmethode hat daher in quantitativer Hinsicht bedeutende Fehlerquellen und aus einem solchen Material kalkulierte Dominanz-Zahlen für einzelne Arten geben daher kein exaktes Bild der quantitativen Zusammensetzung der Fauna.

In Relation zu den Feldmäusen stehen 1. phytosaprophage Arten, die von verrotteten, von den Mäusen in die Gänge eingetragenen Vegetabilien leben; 2. koprophage Arten; 3. nekrophage Arten, die tote Mäuse verzehren; 4. ektoparasitische Arten.

Die zwei ersten Gruppen lassen sich nicht streng auseinanderhalten, da es schon früher bekannt war, daß manche Arten, z. B. unter den Borboriden, sowohl phytosaprophag als koprophag leben können. Entweder zur Gruppe 1. oder 2., eventuell zu beiden, gehören

folgende im Material reichlicher erschienene Arten (Dominanz 1 bis 80%): *Ctenosciara hyalipennis* Meig. (Sciaridae), *Megaselia pleuralis* Wood und *Megaselia* sp. (Phoridae), die Helomyziden *Eccoptomera ornata* Loew und *Tephroclamys flavipes*, die Borboriden *Crumomyia glacialis* Meig., *Copromyza stercoraria* Meig., *Limosina talparum* Rich. (häufigste Art) und *Limosina claviventris* Strobl. *Limosina talparum* ist bisher fast ausschließlich in Mikromammaliengängen und Nestern gefunden worden. *Eccoptomera ornata*, eine typische pholeophile Fliege mit reduzierten Augen und langer Arista, gehört sehr wahrscheinlich zu den für Mikromammaliengänge charakteristischen Arten. Insgesamt können 27% der Artenzahl in diese zwei Gruppen gesetzt werden.

Als häufigste nekrophage Art kommt die Phoride *Aneurina thoracica* Meig. vor und weiter *Cynomyia mortuorum* L. Ferner sind vereinzelte Exx. anderer nekrophagen Fliegen in die Fallen geraten, und insgesamt gehören zu dieser Gruppe 9% der Artenzahl.



Die Trichterfalle für Dipteren in Mäusegängen

Als Ektoparasit könnte vielleicht eine in die Fallen vereinzelt geratene Ceratopogonid angesehen werden (*Ceratopogon minutus*?).

Über 60% der Arten haben offenbar nichts mit den Feldmäusen zu tun. Hierher gehören die Arten, die als Larven überhaupt im Boden phytosaprophag, fungivor oder sonst phytophag, raptorisch oder parasitisch leben. Zum Beispiel die folgenden, die im Material eine Dominanz über 1% zeigen: *Trichocera regelationis* L. (Trichoceridae), *Bradysia bicolor* (Sciaridae), *Leptis lineola* (Leptidae), die Empididen *Trachypeza nubila* Meig., *Platypalpus ciliaris* Fall., und *P. ecalceatus*, *Oscinella* sp. (Chloropidae), die Musciden *Lasiops semicinerus* Wied., *L. hirsutulus* Zett. und *Alloeostylus sudeticus*. Viele Empididen u. Dipteren benutzen die Gänge beim Ausschlüpfen und geraten dann in die Fallen. Es ist aber auffallend, daß sämtliche Exx. von *Leptis lineola* und die Musciden (*Lasiops*, *Alloeostylus*) im Material Weibchen sind; das kann kaum anders gedeutet werden, als daß es sich um eierlegende Weibchen handelt, die auf dem Rückweg ins Freie gefangen worden sind. Wenn die Gänge unter Baumstümpfen oder sonst durch faules Holz gehen, ist das fungivore Element der Fauna auffallend (Mycetophiliden, Sciariden).

Im Herbst erhielt ich in den Fallen mehrere charakteristische Winterdipteren (*Trichocera* spp., *Chionea lutescens*, *Orbellia nivicola*, *Pteremis fenestralis*). Es liegt nahe, anzunehmen, daß diese Insekten im Winter die Gänge als Schutzplatz gegen ungünstiges Wetter benutzen können. Die tieferen Gänge stehen ja mit den fast unmittelbar unter der Schne

decke laufenden Oberflächengängen in Kommunikation. Überhaupt bieten die Gänge sehr günstige Überwinterungsplätze für Insekten.

Die Nester von *Microtus arvalis* werden oft ganz separat von den Gängen an der Erdoberfläche unter faulem Holz oder in Grashalmen gebaut. 5 leider schon leere Nester wurden von mir 1959 untersucht. Im Nestmaterial fand ich außer zahlreichen Flöhen tote oder leere Dipterenpuparien, meist von Phoriden, aber nur wenige Imagines von Dipteren, ebenfalls Phoriden.

Die Untersuchung der Dipteren der Gänge habe ich im Sommer 1960 fortgesetzt. Ich habe jetzt mit Ethylenglykol-Fallen und mit verschiedenen Köderfallen gearbeitet, um die Biologie der einzelnen Arten klarzulegen. Weiter habe ich einen Mitarbeiter in Mittelfinnland, der auch mit verschiedenen Fallenmethoden Material sammelt. Es ist aber noch zu früh, über die Ergebnisse dieses Sommers zu berichten.

L I T E R A T U R

FALCOZ, L. 1915. Contribution a l'étude de la Faune des microcavernes. Faune des terriers et des nids. Ann. Soc. Linnéenne de Lyon, 61: 59—245. — FALCOZ, L. 1921. Matériaux pour l'étude de la faune pholéophile. 1re note: Dipteres, avec la description d'une espèce nouvelle de *Sphaerocera* Latr. Bull. Soc. Ent. France, 1921: 137—142. — HESELHAUS, F., 1913. Über Arthropoden in Maulwurfsnestern. Tijdschrift voor Entom., 56: 195—282.

CORRELAZIONE FRA STRUTTURA MORFOLOGICA ED EPOCA DI COMPARSA ANNUALE DEGLI ADULTI DEI CONOPIDI EUROPEI (Diptera)

Prof. Dr. FILIPPO VENTURI

Allorchè si esamini la struttura morfologica — od anche soltanto certi particolari della struttura morfologica — di una serie abbastanza ampia di forme animali affini viventi in diverse latitudini, o altitudini, diverse si rimane colpiti dai rapporti che è possibile osservare fra le strutture morfologiche da un lato e habitat — cioè, sensu lato, condizioni dell'habitat — dall'altro.

La generalizzazione del fenomeno ci è permessa dal ripetersi di esso in gruppi strutturalmente lontani; e dalla univocità di esso fenomeno in detti gruppi.

Allo scopo di dimostrare come gli Artropodi rispondano alle condizioni del mezzo fisico esterno in modo non diverso dal come rispondano, per esempio, i Vertebrati io nel presente lavoro ho preso in considerazione i rapporti che intercorrono fra struttura morfologica degli adulti di Ditteri Conopidi ed epoca di comparsa annuale dei medesimi.

Non ci si deve meravigliare che io — pur riferendomi ad un solo ordine di Insetti, Ditteri — mi permetta, nell'ambito dei fenomeni che mi accingo a considerare, di prenderli validi rappresentanti addirittura di tutti gli Artropodi perchè un certo numero di fattori affatto propri ai rappresentanti di questo ordine fanno sì che solo essi possano presentare tali comportamenti nella varietà e nel grado tali da poter essere, vorrei dire, errati nella pienezza della loro estrinsecazione. Queste ragioni io le condenso nei tre paragrafi seguenti.

1. Innanzi tutto i Ditteri ad una estrema plasticità somatica (propria a tanta parte degli Artropodi), ad una estremamente ampia diversificazione di forme, ad una generalmente più stretta aderenza ai singoli ambienti, ad una notevole rapidità di sviluppo (caratteri questi propri a gran parte degli Insetti) accoppiano una eccezionale brevità della propria vita di adulto. Ciò significa, in parole povere, che questi Insetti per tutta la durata della propria vita imaginale rimangono sottoposti a condizioni ambientali relativamente costanti nel succedersi degli anni e, quindi, delle generazioni.

2. La seconda ragione è, vorrei dire, strutturale e consiste nel fatto che le ali dei Ditteri sono proprio esclusivamente destinate allo scopo per il quale sono comparse, vale a dire la locomozione aerea; e non assumono mai la funzione di protezione del corpo dall'ambiente esterno come viceversa avviene (cito solo i gruppi più numerosi di forme) negli Ortotteri, negli Emitteri, nei Coleotteri e in tanta parte dei Lepidotteri.

3. La terza ragione è viceversa di ordine etologico e consiste nel fatto che proprio solo i Ditteri nella grande maggioranza conducono allo stato adulto sempre una vita libera ed attiva in piena aria nel completo significato del termine sia, di giorno, rimanendo in presso che continuo volo da foglia a foglia o da fiore a fiore, sia — di notte o in condizioni climatiche avverse — rifuggendo generalmente dal nascondersi in cavità sotterranee, sotto cortecce, e addirittura evitando di portarsi a diretto contatto col suolo (vale a dire evitando di rifugiarsi in quel limitato tratto dell'atmosfera che vede più sensibilmente diluite le escursioni termiche diurno-notturne per i continui scambi termici con il terreno contiguo).

I Ditteri Conopidi sono stati da me scelti, nell'ambito dell'ordine, allo scopo di cui trattasi (benchè si tratti di forme non eccessivamente comuni) per le due ragioni fondamentali che seguono:

a) Uniformità di comportamenti biologici tali da far ragionevolmente ritenere che le divergenze strutturali sulle quali mi sono soffermato siano proprio esclusivamente dovute — nelle forme italiane almeno — alla diversità di ambiente nel quale ciascuna specie conduce la propria vita imaginale. Uniformità i cui caposaldi possono essere condensati nei punti che seguono:

- unica generazione annuale,
- abitudini floricole o fillocole,
- dieta imaginale nettarivora,
- larve endoparassite endofaghe di Imenotteri Aculeati (eccezionalmente, da noi, Ortotteri),
- uova sempre infisse nel corpo della vittima.

b) uniformità strutturale (dell'apparato boccale, della nervatura alare, degli apparati genitali, ecc.) che autorizza a ritenere monofiletica la loro origine.

Il mio lavoro pertanto è stato preliminarmente costituito (ed è appunto su ciò che riferisco) dalla raccolta delle date di rinvenimento degli adulti delle singole specie nelle varie collezioni italiane allo scopo di avere un quadro preciso del periodo della vita imaginale delle singole individualità specifiche prima e degli aggruppamenti generici dopo. Quindi sulla base della letteratura (purtroppo non abbondante al riguardo) condurre analoghe indagini per paesi europei disposti a diverse condizioni di latitudine (ed allo scopo io ne ho prescelti due: l'Inghilterra e la Germania) per accertare se gli sfasamenti dei periodi di vita imaginale constatati nel mio Paese si mantenessero invariati nell'ordine anche in regioni climaticamente diverse. L'indagine mi ha confermato quanto io ave-

ia osservato per le specie ed i generi italiani. Nella tavola che segue riporto (il carattere della presente comunicazione non credo che mi possa permettere di più) il risultato di fatta elaborazione per i complessi generici e per le zone di pianura o di collina dell'Italia centro-settentrionale.

Tab. 1.

istribuzione del periodo di vita immaginale — nei diversi mesi dell'anno — dei singoli generi di Conopidi nelle zone di pianura e di collina dell'Italia centro-settentrione.
ntro il limite segnato per ciascun genere si trova compreso il periodo di vita immaginale di ciascuna specie facente parte del genere e presente nell'area considerata)

Nome dei generi di Conopidi	Marzo	Aprile	Mag- gio	Giug- no	Luglio	Agosto	Set- tembre	Otto- bre	No- vembre	Dicem- bre
<i>Myopa</i>										
<i>Elmannia</i>										
<i>Edion</i>										
<i>Cemyia</i>										
<i>Physocephala</i>										
<i>Conops</i>										
<i>Sicus</i>										
<i>Chyglossum</i>										
<i>Planosoma</i>										

Periodo di vita immaginale del *Conops vitellinus* Scop. che presenta analogo abnorme com-
tamento anche nell'Europa centrale.

Non è semplice — e del resto esorbita dal carattere della presente esposizione — esporre tagliatamente i risultati di questa indagine. Io mi limito ad elencare i primi e più generali punti di arrivo dello studio: punti che ritengo di poter sintetizzare come segue.

. La forma generale del corpo degli adulti di Ditteri Conopidi si presenta effettivamente legata da uno stretto rapporto con le condizioni — diciamo in termine estremamente e comprensivo — climatiche dei periodi annuali nei quali d'adulto di ciascuna specie conduce la propria vita. Il tipo strutturale brachimorfo — *Myopa*, come tipo — è proprio forme primaverili ed il tipo dolicomorfo — *Physocephala*, come tipo — è proprio di ne estive od estivo-autunnali.

. Fra le due forme estreme (*Myopa*, brachimorfe e pelose, primaverili e *Physocephala*, dolicomorfe e glabre, estive) si dispone tutta una serie di forme le quali presentano caratteri strutturali intermedi fra il brachimorfismo e il dolicomorfismo, la pelosità e la non pelosità quali sopra delimitati.

Vi è addirittura una specie (il *Sicus ferrugineus* Scop.) la quale, vivendo fra primaverile ed estate in regioni di una certa altitudine, passa dal tipo dolicomorfo cui la struttura generale del corpo è improntata al tipo brachimorfo grazie ad un adattamento secondario (legamento ad uncino della parte terminale dell'addome).

PHYLOGENETIC RELATIONSHIPS WITHIN THE FAMILY CALLIPHORIDAE AS SUGGESTED BY ETHOLOGICAL AND PHYSIOLOGICAL STUDIES

ADEL S. KAMAL and MAURICE T. JAMES

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

Existing classifications of the Calliphoridae are based, at least chiefly, on morphological characters. A study of 13 species of flesh-eating calliphorid and sarcophagid larvae suggests, despite the small number of forms studied, that ethology and physiology can contribute valuable supplementary characters. Specifically, the generic distinctness of *Eucalliphora* from *Calliphora* is clearly supported, chiefly on the basis of ovipositors and breeding behavior and on developmental requirements. Ethological and physiological characters also separate families (or at least subfamilies) and to the maintenance of the tribal distinctness of the *Phormia*-*Protophormia*-*Protocalliphora* complex from the *Calliphorini*. Digestive enzymology furnishes certain characters in support of the above mentioned aspects of classification, however, the presence and abundance of specific digestive enzymes seems to be more closely associated with the development of the parasitic habit, facultative or obligatory, than with the phylogenetic tree.

RYTHME DE FECONDATION ET VIVIPARITÉ ACCIDENTELLE CHEZ LES TACHINAIRES OVIPARES (Dipt., Larvaevoridae)

CLAUDE DUPUIS

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

Les Tachinaires ovipares peuvent occasionnellement pondre des œufs à tous les degrés d'incubation, ce fait, généralement attribué à des causes accidentelles me semble, en réalité, lié à une cause régulière. En faisant pondre des *Phasiinae* sur un hôte normal mis à leur disposition pour un temps limité, j'ai recueilli à intervalles de 24^h ou plus des séries de 6—10 œufs émis à la suite, quelques heures. L'étude des durées individuelles d'incubation de ces œufs montre que le premier œuf d'une série se développe en même temps que le dernier de la précédente, devançant ceux de la série du temps même qui sépare les deux séries. J'en conclus que chaque œuf pénètre dans le vagin et y est fécondé au moment de l'expulsion du précédent.

Si les pontes se suivent rapidement, l'oviparité est normale, mais en cas d'interruption (par exemple en l'absence d'hôte), l'œuf expulsé sitôt après celle-ci présente un degré de développement correspondant au décalage entre sa fécondation et sa ponte. Interprétant de même les données de Priel et de Tothill sur d'autres Tachinaires ovipares, j'estime que le rythme de fécondation chez ces diptères est la cause régulière de leur viviparité éventuelle, simplement relevée par les causes accidentelles invoquées.

SEKTION 1e

HYMENOPTERA

THE TAXONOMY OF THE ICHNEUMONOIDEA FROM THE STANDPOINT OF LARVAL CHARACTERS

J. R. T. SHORT, Aberdeen, Scotland

The *Ichneumonoidea*, as defined by Imms (1957), includes the *Ichneumonidae*, *Braconidae*, *Stephanidae* and *Megalyridae*. The superfamily has been considered by some authors to include also the families now grouped as the *Evanioidea*, the *Evaniidae*, *Aulacidae* and *Gasteruptiidae*, and these families will be considered here too.

What little is known of the *Stephanidae* and *Megalyridae* suggests that they are groups of considerable biological and systematic interest. Unfortunately, nothing is known of the structure of their larvae and they cannot be considered in the present account.

Concerning relationships between the families listed which are indicated by the structure of the final instar larvae, the structure of the larval head in the *Evanioidea* (Short, 1960) is quite unlike that of the *Braconidae* (Short, 1952) and *Ichneumonidae* (Short, 1959), in that there are no prominent sclerotic bands (e.g. stipital and prelabial) associated with the maxillae and labium, and the mandibles are relatively large (figs. 1, 2). The larval characters therefore support the findings of Crosskey (1951), who concluded from his study of adult *Evanioidea* that this superfamily is not closely related to the *Ichneumonoidea*.

The larval head of the *Evanioidea* shows a general resemblance to that of some Aculeates (e.g. Apoidea). The palp-like galea of the maxilla and the double opening of the salivary gland, which are found in other Aculeates, are absent from the *Evanioidea*. Our knowledge of the larvae of the Apocrita is very incomplete.

The *Ichneumonidae* may be distinguished from the *Braconidae* by the following characters, which are based on those given by Thompson (1930):

Ichneumonidae — Accessory longitudinal tracheal commissure present in thorax (except *Collyriinae*); early instar larvae of endoparasitic forms often caudate; mandibles usually simple in endoparasites; mandibles usually toothed in ectoparasites, and teeth present on lower edge of mandible as well as on upper in some species; a labral sclerite present in ectoparasites (except *Adelognathinae*); sclerotic spur of hypostoma usually present and usually fused to hypostoma but not fused to stipital sclerite (except *Plectiscinae*); prelabial sclerite sometimes present; usually solitary, sometimes (*Adelognathinae*) gregarious.

Braconidae — Accessory longitudinal tracheal commissure of thorax not present; early instar larvae of endoparasitic forms often vesiculate; mandibles of endoparasites simple or toothed; mandibles toothed in ectoparasites, but teeth never

within the oothecae of cockroaches, *Gasteruption* is an ectoparasite, chiefly of solitary bees, and *Aulacus* is an endoparasite of the larvae of the sawfly *Xiphydria*. These differences in habit are probably correlated with the differences in the degree of development of the antennae, maxillary and labial palps and skin setae to be seen in the larvae. Crosskey has concluded from his study of the adults that the Evanioidea is a collection of widely divergent forms and the characters of the final instar larvae support this interpretation.

From the standpoint of larval characters alone, the following interrelationships are suggested between the subfamilies of the Braconidae. The ectoparasitic tribes of the Braconinae form a distinct group, whereas the endoparasitic Rogadini differ sharply in structure from other Braconinae. The *Blacinae* and *Euphorinae* show some degree of relationship as do the *Opiinae* and *Alysiinae*. The *Sigalphinae*, *Microgasterinae*, *Macrocentrinae*, *Agathidinae* and *Aphidiinae* are all isolated subfamilies.

From the standpoint of larval characters alone, the following interrelationships are suggested between the subfamilies of the Ichneumonidae. The *Metopiinae* and *Anomalinae* are related. The *Ophioninae*, *Mesoleiinae* and *Lissonotinae* are also related subfamilies. To a lesser degree, there appears to be some relationship between the *Tryphoninae*, *Cryptinae*, and the tribes of the *Pimplinae* other than the *Pimplini* and *Acaenitini*. The *Ichneumoninae* resemble the *Orthopelmatinae*. The *Adelognathinae*, *Collyriinae*, *Plectiscinae*, *Diplazoninae* and *Mesochorinae* are all isolated subfamilies. The *Pimplini* and *Acaenitini* are isolated tribes showing some degree of relationship to each other and to the remaining tribes of the *Pimplinae*.

Although in many cases the characters of the larvae suggest relationships which are similar to those which are believed to be indicated by the adults, there are certain discrepancies.

Within the *Braconidae*, the *Alysiinae* are, on adult characters, a very well-defined group. But the sclerites of the larval head vary from the almost complete set of *Dapsilarthra* and *Alysia* to the condition in *Polemochartus*, where the only sclerotised structures of the head are the mandibles.

Within the *Ichneumonidae*, some similar adults, such as the *Pimplini* and *Ephialtini*, have larvae which differ in structure. These differences are probably associated with habits, since the larvae of the *Pimplini* are endoparasitic and those of the *Ephialtini* are ectoparasitic. In ectoparasites the antennae are usually papilliform, the mandibles are toothed, the labral sclerite is present, the closing apparatus of the spiracle may or may not adjoin the atrium and skin setae are well developed. In endoparasites the antennae are usually reduced and disc-like, the mandibles without teeth, the labral sclerite absent, the closing apparatus of the spiracle adjoins the atrium and the setae of the skin are reduced. It is, however, unwise to speculate on the habits of a larva from the appearance of the antennae, head sclerites, etc., since the *Cryptinae*, which contain both ectoparasites and endoparasites of prepupae and pupae, have larval characters which are relatively uniform within the group.

Just as similar adults have different larvae, some different adults, such as the *Metopiinae* and *Anomalinae*, have similar larvae. These similarities may be associated with larval habits. In the *Metopiinae*, in all the *Anomalinae* except *Anomalon*, and in the *Ichneumoninae* and *Pimplini*, development takes place in, or is completed in, the pupa of a lepidopterous host, and the cocoons spun are relatively slight. In all of these groups the mandibles are large and toothless and the head sclerites supporting the mandibles, the epistoma and pleurostomae, well developed. The labial sclerite and hypostomal spur are poorly developed, except in the *Pimplini*, where the stipital sclerite is reduced. When an Ichneumonid larva spins its cocoon the

labial sclerite rotates on the extremities of the stipital sclerites as the dorsal part of the prelabium, with the opening of the silk glands, is tilted forwards. The hypostomal spurs, which articulate with the stipital sclerites, hold the maxillae rigid. Where a poorly-developed cocoon is found, the associated head sclerites are poorly developed. It is therefore possible that the similarity in structure between the larvae of the *Metopiinae* and *Anomalinae* is due to convergence associated with a similarity in larval habits. The independence of larval and adult forms makes a separate evolution possible.

REFERENCES

- BEIRNE, B. P.: Notes on the biology of some Hymenopterous parasites of the beech weevil (*Rhynchaenus fagi* L.) (Col.). Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 21: 7—11 (1946). — CROSSKEY, R. W.: The morphology, taxonomy and biology of the British Evanioidea (Hymenoptera). Trans. R. ent. Soc. Lond. 102: 247—301 (1951). — IMMS, A. D. (Revised by Richards and Davies): A general textbook of entomology. Methuen, London (1957). — SHORT, J. R. T.: The morphology of the head of larval Hymenoptera with special reference to the head of Ichneumonoidea, including a classification of the final instar larvae of the Braconidae. Trans. R. ent. Soc. Lond. 103: 27—84 (1952). — SHORT, J. R. T.: A description and classification of the final instar larvae of the Ichneumonidae (Insecta, Hymenoptera). Proc. U. S. nat. Mus. 110: 391—511 (1959). — SHORT, J. R. T.: The final instar larva of *Aulacus striatus* Jurine (Hym., Aulacidae)—a correction. Ent. mon. Mag. 95: 217—219 (1960). — THOMPSON, W. R.: The biological control of insect and plant pests. Empire Marketing Board (Publ.) 29: 1—124 (1930).

VARIABILITÉ DES ICHNEUMONIDES EN FONCTION DE LA BIOLOGIE OU DE LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE, ET DIFFICULTÉS QUE PRÉSENTE LEUR DÉTERMINATION¹

JACQUES-F. AUBERT

Les Ichneumonides constituent un ensemble riche de très nombreuses espèces, qui sont toujours parasites entomophages. En plus de la variabilité individuelle ou raciale qui s'observe chez tous les Insectes, on constate chez les Ichneumonides, des variations de structure en relation avec la nature de l'hôte.

Dans le présent travail, nous énumérerons quelques cas de modifications structurelles provoquées par l'hôte sur le parasite, puis nous décrirons quelques types de variations auxquelles on a trop souvent accordé une valeur spécifique. Enfin, nous exposerons quelques observations nouvelles sur la variabilité géographique des Ichneumonides.

En 1925, Schmiedeknecht et Habermehl ont décrit simultanément, et sous le même nom, un *Exochus foveolatus* Schm. petite espèce actuellement classée dans la sous-famille des *Metopiinae* (anciennement *Tryphoninae*). Cette espèce est caractérisée par la profonde fossette qui s'observe au milieu du II^e. tergite, d'où son nom.

J'ai moi-même capturé de nombreux exemplaires de ce petit *Exochus* au Plateau Saint-Michel au-dessus de Menton. J'ai alors constaté que la fossette (parfois un véritable entonnoir), n'occupe pas une place fixe sur le tergite II: loin d'être toujours

¹ Contribution à l'étude des Hyménoptères No 25 (voir No 24 Congrès de l'U. I. S. B. Zurich 1960 et Macrolépidoptères No 18 in Zeitschr. Wien. ent. Ges. 44, 1959/60, pp. 177—209).

située au centre du tergite, elle est souvent déplacée dans le tiers latéral ou postérieur du segment en question. Sa profondeur varie également, et je possède même une série d'exemplaires chez qui la fossette fait entièrement défaut.

Une structure si mouvante ne peut donc pas être considérée comme ayant une valeur systématique spécifique. Nous pensons que cette fossette est produite par une saillie sclérifiée de la paroi interne de l'hôte qui s'imprime sur le tergite du parasite en formation. Suivant la taille de l'hôte ou la position du parasite à l'intérieur de l'hôte, on conçoit que cette impression puisse changer de place et ne pas avoir toujours la même profondeur.

On sait que les *Exochus* sont habituellement parasites de chrysalides de Lépidoptères. Peut-être les *Exochus foveolatus* Schm., dépourvus de fossette, ont-ils évolué sur un hôte d'espèce différente. Quoi qu'il en soit, la présence d'une pareille fossette chez cette seule espèce permet aussi de supposer qu'elle vit généralement aux dépens d'un hôte particulier, encore inconnu, délaissé par les autres *Exochus*.

Chez un unique mâle d'*Exochus suborbitalis* Schm. récemment capturé en Corse, j'ai observé au milieu du tergite II une fossette peu marquée rappelant celle de l'*Exochus foveolatus* Schm.

Chez les *Pimplinae* et les *Ophioninae Campoplegini*, on constate une autre variation du même ordre, variation aussi fréquente que méconnue: en effet, chez ces Ichneumonides, la longueur des segments abdominaux peut varier d'un individu à l'autre, au point que plusieurs espèces ont été décrites sur la base de ce caractère et ne sont que des synonymes (*Ephialtes pfefferi* Hab. notamment). Or, j'ai constaté dans mes élevages de Pimplines que les tergites sont plus courts que la normale chez des individus ayant évolué dans un hôte court et obèse, tel qu'une puppe de Diptère. J'ai fait la même constatation chez des *Hyposoter* (= *Anilastus*) *carbonarius* Ratz. ayant évolué dans des chrysalides de *Lycaena dispar* Haw. Je possède également un exemplaire de *Hyposoter longulus* Ths. comparé au type et qui diffère seulement par son tergite II carré, au lieu de deux fois plus long que large.

Aucune clef ne permet de déterminer les individus ainsi constitués.

Enfin, chez les *Cryptinae*, j'ai constaté quelques cas analogues, notamment chez un *Orientostenaraeus gladiator* Scop.

La même observation peut être faite chez les *Tryphoninae Acrotomus* du groupe de *A. lucidulus* Grav. et *A. succinctus* Grav.

La seconde partie de notre exposé sera consacrée à certains types de variations caractéristiques de certaines sous-familles ou de certains genres, variations purement individuelles, sans relation apparente avec la nature de l'hôte. Les exemples qui suivent sont énumérés dans l'ordre où l'on range généralement les sous-familles.

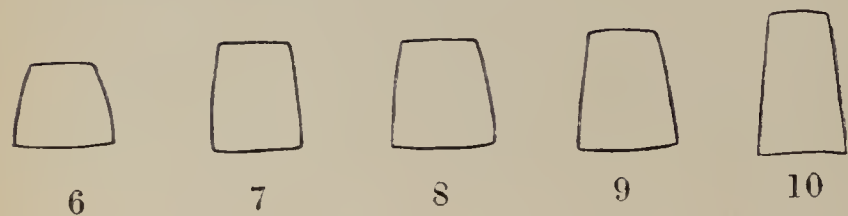
Parmi les *Ichneumoninae*, plus que dans toutes les autres sous-familles, on observe des individus mélanisants ou présentant diverses variations de couleur particulièrement insidieuses du fait que dans ce groupe, les clefs de détermination reposent en grande partie sur des caractères de coloration.

Il arrive par exemple que les parties jaunes du corps virent au rouge sous l'effet du cyanure ou d'autres substances. De tels individus deviennent alors inidentifiables avec les clefs dont nous disposons.

De même, la plupart des mélanisants ou inversement les mâles de *Barichneumon* richement colorés de dessins blancs sont indéterminables avec les clefs existantes.



Première ligne, fig. 1-5: *Exochus foveolatus* Schmk. Diverses positions de la fossette du tergite II observées chez des exemplaires capturés à Castellar au-dessus de Menton (A. M.).



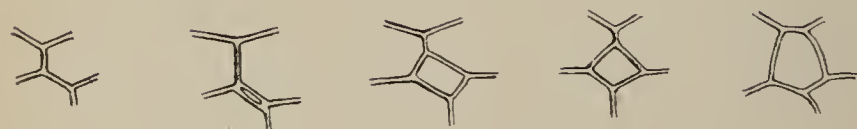
Deuxième ligne, fig. 6-10: *Hyposoter carbonarius* Ratz. Variation du tergite II. Fig. 6: mâle de Champagne (Dordogne) 28. III. 1959 obtenu de chrysalide de *Lycæna dispar* Haw; fig. 7: mâle de Beine (Marne) 1. V. 1954; fig. 8: femelle de Boulton (id.) 30. VI. 1953; fig. 9: ssp. *insulator* Aub. ♀ d'Ajaccio 15. VIII. 1959; fig. 10: id. Vizzavona 16. VIII. 1959.



Troisième ligne, fig. 11-15: variation du premier tergite chez des mâles aptères de *Gelis corruptor parisiensis* Aub. descendants d'une ♀ du Bois de Vincennes.



Quatrième ligne, fig. 16-20: stigmata anormalement saillants dans la sous-famille des *Cryptinae*. Fig. 16: *Idiolispa analis* Grav. ♀ La Sauge (Broye) 5. VIII. 1953; fig. 17: *Agrothereutes mandator* L.: mâle de cocon de Tenthredinide, Bouvines (Nord) IX. 1953; fig. 18: *Orientostenaraeus gladiator* Scop. St Aygulf (Var) ♀ 10. VIII. 1958; fig. 19: *Mesostenus crassifemur* Ths. Ville-Amont (P. O.) mâle 25. VIII. 1958; fig. 20: *Trychosis rusticus* Tschek. Peira Cava (A. M.) ♀ 6. VII. 1958.



Cinquième ligne: variation de l'aréole chez *Horogenes tibialis* Grav. d'après Seyrig 1927.

Parmi les *Cryptinae*, il existe peu d'espèces chez qui l'anneau blanc des antennes ou des tarsi est toujours présent.

Toutefois, dans cette sous-famille, les variations les moins connues affectent la structure elle-même. En 1952 pour la première fois, Salt a mis en évidence l'extraordinaire variabilité du premier tergite chez les mâles de *Gelis*, observation que mes élevages ont confirmée à Paris. Dans ce genre difficile, plus que partout ailleurs, on a utilisé des caractères instables au point que plus de la moitié des espèces décrites se sont révélées sans valeur. Toutes les espèces, basées uniquement sur la présence de stigmata saillants, de carène métathoracique complète ou estompée chez les femelles, sont par avance suspectes, de même que celles ayant pour seule caractéristique, les premiers articles du funicule un peu étirés ou raccourcis.

Dans plusieurs genres (les *Trychosis* par exemple), des espèces sont basées sur la présence de stigmata saillants à la base du postpétiole. En réalité, il faut banir à tout jamais des clefs de détermination, ce caractère sans valeur spécifique, car on peut observer chez presque toutes les espèces de *Cryptinae*, des individus ayant les stigmata du postpétiole plus ou moins saillants: c'est même une des caractéristiques de la sous-famille!

Chez les *Mesoleiinae* (anciennement *Tryphoninae*) et les *Ophioninae* *Campoplegini*, les confusions les plus graves sont résultées de l'utilisation de la forme de l'aréole pour séparer des genres ou des espèces chez qui ce caractère est précisément le plus

instable. Chez les *Horogenes*, Seyrig a démontré en 1928 que l'aréole varie au point d'être sessile, pétiolée, ou de disparaître chez une même espèce. Mieux encore, je possède plusieurs individus ayant une aréole à l'aile droite, tandis que celle-ci manque du côté opposé.

Chez ces mêmes insectes, la forme du tergite II peut varier comme nous l'avons vu dans la première partie.

De même, la longueur apparente de la tarière est parfois difficile à apprécier, et elle varie suivant la position prise par la femelle au moment de mourir.

Le cas suivant mérite d'être signalé: un *Horogenes mediterranea* Const. a été décrit comme espèce nouvelle différant de *H. maculata* Grav. par sa tarière plus longue et la présence de fossettes sur le postpétiole.

Or, j'ai observé que ces fossettes n'ont pas un emplacement fixe, et qu'elles peuvent apparaître ou disparaître suivant l'état de turgescence de l'insecte. Elles disparaissent notamment chez un individu ramolli! Quant à la longueur de la tarière, nous venons de dire qu'elle varie suivant la position du dernier sternite. L'espèce *H. mediterranea* Const. n'est donc pas autre chose qu'un synonyme de *H. maculata* Grav.

Sur le rivage méditerranéen et en Corse plusieurs espèces de *Temelucha* (*Cremastus* auct.) cohabitent. Leur structure varie également, et il est parfois difficile d'apprécier le caractère "ponctuation pleurale plus ou moins serrée". Or, dans le cas de *T. decoratus* Grav. et *T. confluens* Grav., on constate que certains caractères de coloration (visage entièrement jaune chez la ♀ de la première espèce, toujours noir au milieu chez la seconde), se révèlent plus stables que les caractères structurels utilisés dans les clefs.

La même observation est valable pour les deux espèces *Pristomerus orbitalis* Holm. et *P. vulnerator* Panz.

Enfin, nous dirons quelques mots de la variation géographique.

En 1928 déjà, Seyrig a relevé quelques caractéristiques des races méridionales d'Ichneumonides: par exemple, le mélanisme croissant des ailes, des pattes, et des antennes. Inversement, la tête, le thorax et l'abdomen des races méridionales sont en général plus largement colorés de rouge que chez les races septentrionales. De même, les taches jaunes et surtout blanches tendent à s'accroître sur l'ensemble du corps.

Il faut préciser que ces tendances ne sont pas valables pour toutes les espèces ou pour tous les genres. Chez les espèces qui portent déjà d'importants dessins rouges dans le Nord, ceux-ci peuvent au contraire tendre à disparaître dans le Midi, notamment chez certaines espèces du genre *Ichneumon* et chez les *Hoplocryptus*. Les espèces qui tendent à se colorer de rouge dans le Sud du continent, sont en général celles qui sont entièrement noires dans le Nord.

Dans le genre *Barichneumon*, la coloration des pattes varie parfois suivant une loi inverse de celle qui vient d'être énoncée, au point qu'en Corse, où s'observe pourtant une si forte proportion d'individus mélanisants, j'ai capturé des femelles d'une espèce qui toutes avaient des pattes rouges.

Un phénomène plus intéressant encore est celui de la racialisation de certaines formes individuelles.

On sait que le mâle de *Cratichneumon corruscator* L. se présente en Europe centrale sous une forme jaune, sous une forme noire et sous une forme féminisante rouge. Or, dans tout le midi de la France et en Corse où l'espèce est commune, on trouve exclusivement la forme jaune f. *luridus* Grav. Cette forme individuelle acquiert donc

dans le Midi la valeur d'une sous-espèce, phénomène que je propose de désigner sous le nom de **racialisation**. L'espèce elle-même semble affectée d'un appauvrissement génétique dans les régions chaudes de notre continent.

Des exemples analogues peuvent être signalés en grand nombre chez les *Ichneumoninae* et les *Ophioninae*: Kiss a décrit d'Europe centrale une forme rare de *Barichneumon saturatorius* L. f. *nigripedis* Kiss ayant les pattes noires au lieu de rouges. Or, cette forme est seule présente en Corse où elle acquiert donc la valeur d'une sous-espèce.

Le même cas se présente chez plusieurs espèces de *Cryptinae* (*Hoplocryptus*, *Phygadeuon variabilis* Grav., etc.) et d'*Ophioninae* (*Hyposoter caedator* Grav. etc.), espèces chez qui on a décrit des formes mélanisantes partielles ou totales.

Dans le midi de la France, ces formes mélanisantes deviennent plus fréquentes et constituent parfois la majorité de la population. Dans ce cas, on observe presque toujours que la forme mélanisante en question est seule présente en Corse où elle acquiert de ce fait une valeur subspécifique absolue.

Que devons-nous conclure de cet exposé: tout d'abord que la détermination des Ichneumonides est particulièrement difficile, et que ces Insectes varient considérablement jusque dans leur structure, non seulement en fonction de la répartition géographique, mais également suivant la nature de l'hôte. On a trop souvent ignoré cette plasticité des parasites et décrit des espèces d'après des exemplaires isolés dont la répartition géographique était inconnue.

Malgré toutes les erreurs commises, la connaissance des Ichneumonides progresse néanmoins. L'étude plus approfondie de la structure permet de découvrir des caractères jusqu'ici passés inaperçus.

Chez les *Cryptinae* *Gelis* Thunbg., on a constaté que la structure du sillon réunissant l'œil à la mandibule, dans l'espace malaire, a une forme stable chez les diverses espèces: il est profondément marqué chez les unes, effacé chez les autres. Ce caractère n'a pratiquement pas été étudié par Förster.

Dans la sous-famille des *Pimplinae*, la structure des griffes est très importante et permet à elle seule de distinguer maintes espèces de *Pimpla* et d'*Itoplectis*.

Tout récemment, on s'est aperçu que la structure du denticule fixé sous la griffe, est elle-même importante. J'ai pu séparer l'espèce méditerranéenne *I. europeator* Aub. des autres *Itoplectis* d'Europe centrale grâce à la forme du denticule de la griffe antérieure chez la femelle.

L'étude microscopique de l'extrémité de la tarière, étude jusqu'ici négligée, permet actuellement de séparer beaucoup d'espèces parmi les *Cryptinae* *Hoplocryptus* et les *Pimplinae* du genre *Ephialtes*.

De même, grâce à l'examen des genitalia mâles et du dernier sternite, on parvient actuellement à déterminer de façon précise les mâles de quelques *Ctenichneumon*, de nombreux *Ephialtes*, et des espèces du genre *Enicospilus* (voyez Viktorov 1958).

Savoir reconnaître la variabilité de certaines structures et découvrir celles qui ont une valeur spécifique utilisable n'est pas chose facile: et pourtant, c'est le fondement même de la systématique!

EIN BEITRAG ZUR KENNTNIS DER MORPHOLOGISCHEN VARIABILITÄT BEI SPATHIUS EXARATOR L.

JAROSLAV BEYR, Prag

Spathius Exarator L. ist eine der bekanntesten und verbreitetsten unserer Brackwespen. Die Gattung *Spathius* wurde erst von Nees v. Essenbeck im Jahre 1818 beschrieben und dort *Spathius Exarator* L. damals als *Spathius Clavator* Nees. genannt. Von den neueren Arbeiten ist diejenige von Fahringer die wichtigste, da in dieser alle früheren seit Linné zitiert sind. Dazu kommt noch eine neue Beschreibung und eine solche über zwei Varietäten. Im Jahre 1943 erschien eine moderne Arbeit von Nixon, in der sich der Autor mit den *Spathius* der alten Welt beschäftigt, hauptsächlich mit den Arten aus Asien und Afrika. In dieser Arbeit machte jedoch der Verfasser darauf aufmerksam, daß es sehr viele Übereinstimmungen auch in europäischen Arten gibt, mit welchen er sich aber nur wenig beschäftigte.

Das Material, welches ich für mein Studium verwendet habe, wurde in einem Zimmer, einer Bibliothek, gesammelt. Diese Bibliothek war mit altertümlichen Möbeln eingerichtet, welche von Bohrkäfern beschädigt waren. Das Material, welches ich während ungefähr fünf Jahren gesammelt habe, ist als Richtschnur anzusehen, da fremdes Material von draußen in das Zimmer nur schwer eindringen konnte. Dazu wäre noch zu bemerken, daß dieses Zimmer nicht geheizt wurde, so daß die natürliche Entwicklung durch keinerlei Temperaturunterschiede beeinflusst wurde.

Beim Studium einer kleinen Menge von Individuen habe ich schon große Verschiedenheiten bemerkt, und beim ersten Ansehen dachte ich mir, daß es sich hier um eine ganze Reihe von Varietäten handelt, ja sogar um eine ganz neue Art. Nach besserer Durchsicht zeigte es sich jedoch, daß es sich um eine vielfache Verschiedenheit im Rahmen dieser Art handelt.

Um jedoch klarer in dieser Sache zu sehen, mußte ich in erster Linie nach einer typischen Form Ausschau halten, d. h. aussuchen und herausfinden solche Individuen, die den meisten Beschreibungen der klassischen Literatur entsprechen. Aus allen diesen Beschreibungen konnte ich mir ein Bild machen, wie die typische Form aussehen sollte. Leider habe ich keine Möglichkeit, meine Exemplare mit dem Typ zu vergleichen.

Neben den normalen Merkmalen möchte ich folgende herausheben: Petiolus mit gut entwickelten Tuberkulen. Parapsidalfurchen tief, an der Basis sich vereinigend und gleichlaufend. Die Schienen der mittleren und hinteren Beinpaare mit dunkeln Ringen versehen, die Schienenbasis weiß. Die Flügel mit lichtem rauchgefärbtem Band, sowohl in der Mitte als auch an der Spitze. Diese typische Form fand ich in 22% aller untersuchten Weibchen.

Der Kopf mit allen Kennzeichen zeigt keinerlei Unterschiede, wie schon Nixon in seiner Arbeit aufzeigt. Diese Tatsache entspricht auch den älteren Beschreibungen. Nur die Farbe des Kopfes habe ich bei einigen Exemplaren dunkler gefunden, dunkler als in irgendwelchem Teil des übrigen Körpers. Diesen Unterschied habe ich bei solchen Exemplaren gefunden, welche am Metathorax hellere Partien aufweisen. Die Fühler sind auch ohne Unterschiede und nur die Zahl der Glieder schwankt zwischen 29 und 39. Die Partie des Thorax ist sehr variabel.

Pronotum: Pronotalkiel ist klar mit dem unteren Rande des Pronotums verwachsen und nur in einigen Fällen berührt er diesen Rand. Die Oberfläche des Pronotums ist fein lederartig, doch habe ich auch eine grob lederartige Oberfläche sowie mit Grübchen versehene gefunden. Die Partie des Mesonotums ist durch Parapsidalfurchen in drei Felder geteilt. Das Mittelfeld, welches zwischen beiden Parapsidalfurchen liegt, ist durch eine Furche, die zur Mitte geht, geteilt. Diese Furche ist mehr oder weniger sichtbar. Beide Seitenfelder sind dunkler und so auch manchmal der Mittelteil des Mittelfeldes. Die Oberfläche der Felder ist schagriniert bis blatternnarbig. Bei

den Exemplaren, welche dunkler gefärbt sind, finden wir auch die Oberfläche der Felder glatt bis glänzend. Die dunklere Farbe der Felder liegt nur in der Mitte. In der Nähe der Parapsidalfurchen ist diese Farbe heller bis lichthell. Die Parapsidalfurchen und auch die geneigten Flächen sind sehr verschiedentlich. Ich habe mich beim Studium dieser Partien nicht nur mit der Tiefe der Parapsidalfurchen beschäftigt, sondern auch mit der Bodenfläche der Furchen und deren geneigten Flächen. Die leiterartige Struktur des Bodens ist durch eine Reihe von engen Querleisten gebildet. Diese Leisten stehen in regelmäßigen Entfernungen und liegen in senkrechter Richtung zu den Parapsidalfurchen. Diese leiterartige Struktur ist mehr oder weniger sichtbar. Wenn man im ganzen die Partie des Mesonotums d. h. die Parapsidalfurchen mit Feldern untersucht und auch die sehr veränderliche Struktur vergleichen will, so kommt man auf folgende Typen:

1. Parapsidalfurchen tief und schmal, die leiterartige Bodenstruktur schwer sichtbar. Die Oberfläche der Felder fein punktiert, Scutellum ziemlich groß, glatt, stark gewölbt. Axillen fein punktiert.
2. Parapsidalfurchen tief und schmal, die leiterartige Bodenstruktur nur an der Basis, die Oberfläche der Mesonotumsfelder fein lederartig. Scutellum flach, glatt, Axillen mit feiner Struktur, glänzend. Mittelfeld (Mesoprescutum) mit tiefer Furche und glatten, geneigten Flächen. Auch die geneigten Flächen der Parapsidalfurchen sind glatt und glänzend. Diese Flächen sind mit spärlichen schwarzen und weißen Härchen bewachsen.
3. Tiefe Parapsidalfurchen mit glatten, geneigten Flächen, Grund ohne leiterartige Bodenstruktur, oder diese nur sehr schwer sichtbar, Scutellum mehr flach, mit feiner lederartiger Oberfläche. Die Furche am Mesopraescutum niedrig.
4. Tiefe Parapsidalfurchen mit sanft geneigten Flächen. Grund mit klarer leiterartiger Bodenstruktur. Die Furche am Mesopraescutum niedrig, aber gut sichtbar. Scutellum matt, ohne sichtbare Struktur.
5. Parapsidalfurchen auffallend breit, an der Basis sich erweiternd. Der Grund mit gut sichtbarer leiterartiger Bodenstruktur. Die Furche am Mittelfelde (Mesopraescutum) tief. Die Oberfläche fein granuliert, mit weißen und schwarzen Härchen bewachsen, Scutellum ziemlich klein, trapezförmig, flach.
6. Parapsidalfurchen an der Basis verschmolzen. Etwa in ein Viertel der Länge sich verzweigend, ziemlich niedrig. Der Boden mit typischer leiterartiger Struktur, welche oben in beiden Ästen fehlt. Scutellum dreieckig und flach. Die Furche am Mittelfelde ziemlich kurz, aber gut sichtbar.
7. Parapsidalfurchen niedrig. Die geneigten Flächen sehr breit, lichter als der Boden, Basis der Parapsidalfurchen mit weißen Härchen bewachsen. Der Boden mit scharf sichtbarer leiterartiger Struktur. Die Furche des Mittelfeldes sehr tief und fast über die ganze Länge des Mittelfeldes reichend, Scutellum ziemlich groß trapezförmig.
8. Die Parapsidalfurchen breit und niedrig, mit scharf sichtbarer Struktur der Bodenfläche. Auch die Furche am Mesopraescutum klar sichtbar und tief. Scutellum dreieckig, durch eine gitterförmige Struktur von der Basis abgetrennt. (Dieses Merkmal habe ich nur bei den dunkelgefärbten Exemplaren ohne Tuberkeln gefunden.)

Ich habe eine geringere Aufmerksamkeit den Farben dieser Körperpartien gewidmet. Im allgemeinen kann ich aber sagen, daß diejenigen Exemplare welche dunkel gefärbt sind, die geneigten Flächen der Parapsidalfurchen heller haben als die übrigen Körperpartien. Auch habe ich solche Exemplare gefunden, welche einfärbig sind oder nur mit geringeren Farbunterschieden. Die Härchen, welche auf verschiedenen Körperteilen zu finden sind, sind schwarz oder weiß. Braune oder rostgefärbte Härchen habe ich nur selten gefunden.

Während der Mittelteil des Thorax nicht so viele Unterschiede zeigt als der Prothorax, ist dagegen das Propodeum sehr verschiedentlich. Der englische Forscher Nixon hat in seiner Arbeit eine beträchtliche Aufmerksamkeit diesen Kennzeichen gewidmet und in manchen Fällen gezeigt, daß man die Verschiedenheit dieser Kenn-

zeichen benützen kann, um einzelne Arten zu trennen. Auf dem Propodeum sind folgende Merkmale zu finden: Basalcarina mit ihren Furchen, die Costula und die Felder Area areolata und Area petiolaris.

Hinsichtlich Verschiedenheit dieser Kennzeichen habe ich folgendes gefunden:

1. Normal entwickelte Kennzeichen am Propodeum.
2. Basalcarina wenig entwickelt, mit gut entwickelten oder ohne Furchen.
3. Basalcarina nicht entwickelt, die Furchen auch nur wenig sichtbar.
4. Die Kennzeichen am Propodeum sind ungleichmäßig entwickelt, so daß sie nicht der Grundform entsprechen.

Wie ich feststellen konnte, sind diese Kennzeichen sehr verschiedentlich und manchmal nur sehr schwer sichtbar, und darum von geringerem Wert für die Diagnostik.

Petiolus: Schon Nixon charakterisiert den Petiolus als eine Stelle, an der wichtige Unterscheidungsmerkmale zu finden sind. Auf den ersten Blick sind zwei Dornen, die Tuberkulen genannt werden, zu beobachten. Gewöhnlich sind diese mit dem bloßen Auge zu sehen. Aber dieses Kennzeichen variiert sehr beachtlich. Nach einer Reihe von Untersuchungen konnte ich dieses Material in drei Gruppen teilen:

1. Die Tuberkulen auf dem Petiolus sind gut entwickelt, mit scharfen Spitzen, und mit bloßem Auge zusehen.
 2. Die Basis der Tuberkulen ist gut entwickelt, dagegen die Spitzen nicht und die Tuberkulen nur in Form von kleinen Hörnchen.
 3. Die Tuberkulen sind nicht entwickelt, manchmal nur in kleiner Andeutung zu sehen.
- Diese Gruppen sind im Verhältnis 5 : 2 : 2 anzutreffen.

Beim Vergleichen der anderen Merkmale habe ich festgestellt, daß diejenigen Exemplare, welche gut entwickelte Tuberkulen haben, nur geringere Abweichungen bei anderen Merkmalen zeigen.

Die Leisten an der Oberfläche.

1. Von der Basis des Petiolus sehen wir zwei Hauptleisten, welche bis etwa in zwei Drittel der Länge des Petiolus reichen, die anderen Leisten sind beträchtlich kürzer und dünner.
2. Die zwei Hauptleisten sind dünner und gehen bis etwa zur Hälfte der Länge des Petiolus.
3. Schwache, kurzgebogene Leisten bilden ein Dreieck dicht an der Basis des Petiolus.
4. Schwache, gebogene Leisten reichen bis in die Hälfte des Petiolus.
5. Wie unter 4, aber die Leisten sind besonders stark entwickelt.

Die Oberfläche, die nicht mit Leisten versehen ist, variiert auch beträchtlich, von granuliert bis grobkörnig. Außerdem habe ich eine Oberfläche gefunden, vollständig mit kleinen Leisten bedeckt.

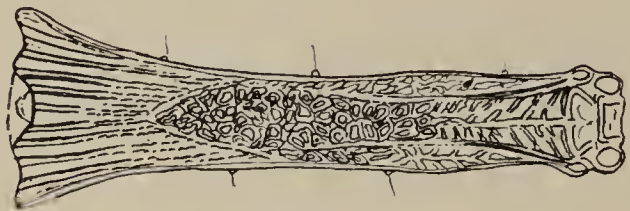
Aus den oben angeführten Beispielen ist zu ersehen, daß die Form des Petiolus, hauptsächlich auf seiner Oberfläche, sehr oft verschiedene Abweichungen zeigt, sodaß es sehr gewagt ist, diese als Kriterium für die Unterscheidung der Arten zu verwenden.

Der Petiolus ist vom Gaster durch eine Linie abgeteilt. Diese Linie ist auch variabel.

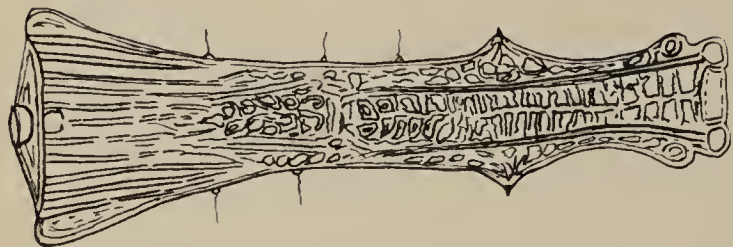
Gaster. Die chagrinierte Oberfläche der ersten zwei Glieder ist variabel. Auch ihre Breite ist nicht beständig und variiert zwischen $\frac{1}{3}$ bis $\frac{1}{4}$ der Breite. Die Linie, die den chagrinierten Teil vom übrigen Gaster abgrenzt, ist auch variabel. Ein charakteristisches Kennzeichen, wie es schon Ratzeburg angeführt hatte, ist die Färbung der Hinterschienen. Aber auch diese ist sehr abweichend, das konnte ich bei einer Reihe von Fällen feststellen, bei welchen Übergänge zu bemerken waren. Auch die Fär-

bung des übrigen Körpers ist sehr variierend; man findet von gelb über rostbraun bis dunkelbraun gefärbte Exemplare. Bei den dunkelgefärbten Exemplaren ist auch der ganze Flügel rauchig.

Aus dem Vorhergesagten ist klar zu ersehen, daß eine neue Beschreibung der Arten, nur möglich ist, wenn ein größeres Material zur Verfügung steht.



Petiolus ohne Tuberculen *Spathius exarator* L.



Petiolus mit Tuberkulen *Spathius exarator* L.

Beschreibung der typischen *Spathius exarator* L.

Weibchen: Größe 7—22 mm (ohne Bohrer). Farbe rostbraun bis dunkelbraun. Kopf entspricht der Breite des Thorax. Ocellen bilden ein gleichseitiges Dreieck, Hinterteil des Kopfes fein gerandet. Die Stirne zwischen den Fühlern ein wenig vertieft, fein punktiert. Gesicht fein gestrichelt, Schläfe und Scheitel glänzend glatt. Die Fühler lang, fadenförmig, 29- bis 39gliedrig. Das erste Glied so lang wie Scapus und Pedicellus zusammen, die übrigen kürzer, zylindrisch, länger als breit, am Ende kürzer werdend. Die Länge des Fühlers entspricht der Länge des Körpers.

Thorax: Pronotalkiel mit folgender Basis des Pronotums verwachsen, nur in einzelnen Fällen in der Mitte mit der Basis des Pronotums verbunden. Mesonotum schief zum Pronotum geneigt. Die Struktur der Lappen übermäßig fein. Die Lappen manchmal dunkler als die übrigen Teile des Pronotums. Das Schildchen glänzend, gewölbt.

Propodeum: Die Basalcarinae länger als ihre Furchen oder höchstens so lang wie die beiden Furchen.

Petiolus: Schlank, gegen das Ende glockenförmig sich erweiternd. In allen Fällen so lang wie der Gaster und zweimal so lang wie das Propodeum. An beiden Seiten des Petiolus befinden sich zwei deutlich sichtbare Rippen, die am Ende in verästelte Rippen übergehen. In etwa einem Drittel der Länge des Petiolus finden wir deutlich entwickelte Tuberkulen. Die ganze Oberfläche des Petiolus ist fein punktiert bis chagriniert. Gaster eiförmig verlängert. Das zweite und dritte Segment verwachsen. Die Suture zwischen dem 2 und 3 unsichtbar. Die Oberfläche dieser Teile bis zu etwa zwei Drittel ihrer Breite mit sichtbarer strichförmiger Struktur. Die übrigen Teile des Gasters glatt glänzend, nur an den Suturen weiße und schwarze Härchen. Die Farbe des Gasters ist braun, braunschwarz. Der Bohrer lang, länger als die Länge des übrigen Körpers. Auf den Scheiden des Bohrers sind weiße und braune Härchen, die gut sichtbar sind. Die Beine braun wie der Thorax. Tibien mit lichtgelben Streifen an der Basis, die bis in ein Viertel deren Länge reichen. Dann folgt beim zweiten und dritten Paare ein dunklerer bis schwarzer Streifen, welcher bis zu einem Drittel der Tibien reicht. Der Rest der Tibien entspricht der Farbe der übrigen Beine.

Die Schenkel verdickt, an der Oberfläche mit Härchen. Die Nervatur der Flügel typisch. An den Vorderflügeln ein rauchgefärbter Streifen, welcher der Breite des Stigmas entspricht; der übrige Teil des Flügels lichter.

NUOVE OSSERVAZIONI SULL'OPIUS TROVATO IN SICILIA

SALVATORE MONASTERO

Direttore Istituto di Entomologia Agraria dell'Università di Palermo (Sicilia)

Il Fischer ha pubblicato, in *Entomophaga*, uno studio tassonomico, sulle specie del genere *Opius*, nel quale ritiene che le specie: *Opius perproximus* Silvestri, *Opius humilis* Silvestri e *Opius siculus* Monastero siano sinonimi della specie *Opius concolor* Szépl.

Per quanto riguarda l'*Opius siculus*, tenendo presente la tanto cordiale corrispondenza intercorsa tra l'illustre specialista e me, e prese in esame le considerazioni esposte da E. Billiotti e P. Delanoue 1959, quelle del Russo 1959 e del Jannone e Binaghi 1959, che in gran parte confermano le conclusioni a cui il Fischer era arrivato, ritengo che la questione dell'*Opius* trovato in Sicilia possa essere riassunta nei seguenti termini:

Le valutazioni fatte dal Fischer sulle variazioni dei caratteri morfologici, tra gli esemplari provenienti dall'Africa, appartenenti alla specie *Opius concolor* Szépl., in confronto con quelli provenienti dalla Sicilia (esame fatto su soli 3 maschi e 3 femmine), non sono tali da giustificare la formazione di una nuova specie (bona species); per cui gli esemplari di *Opius*, trovati dal Monastero in Sicilia, nel 1931, e denominati, da questi, *Opius siculus*, sono da ritenere, secondo il Fischer, appartenenti alla stessa specie di quelli viventi in Africa e già classificati dal Szépliget *Opius concolor*.

Se, però, si trovassero caratteri ecologici o, biologici, differenti, lo stesso Fischer e gli AA. sopra citati, sono tutti d'accordo nel ritenere che gli esemplari trovati in Sicilia potrebbero essere considerati appartenenti a „specie o razze biologiche diverse“ (Russo, Jannone); o a „linee ecologiche“ (Billiotti-Delanoue), diverse; gruppi da considerare analoghi alla „specie elementare“ del Jordan).

In questo caso, secondo lo stesso Fischer, i suddetti esemplari potrebbero essere indicati: *Opius concolor* Szépl.-*siculus* Mon.

Esistono, allo stato attuale delle nostre conoscenze, osservazioni biologiche o studi comparativi tali da giustificare per un fenomeno di endemismo, l'esistenza di una razza biologica o specie elementare di *Opius*, diversa da quella specie esistente nell'Africa del Nord?

Fino ad oggi, i fatti assolutamente certi, da mettere in evidenza sono i seguenti:

- 1^o) Che gli *Opius* trovati in Sicilia nel 1931 sono diffusi in quasi tutta l'isola di Sicilia e che essi sono stati trovati, più o meno abbondantemente, tutti gli anni e, in special modo, nel 1958 e 1959 e che detti esemplari vivono numerosi mesi e si accoppiano anche in cattività.

Alcuni esemplari sono rimasti in vita, dal Dicembre 1934 fino al Maggio 1935.

- 2^o) Che gli *Opius* della Sicilia non hanno mai parassitizzato, in natura, larve di *Ceratitis capitata* Wied., pur essendo queste numerose e presenti in tutta l'isola su molti frutti, in tutti i mesi dell'anno, fino a Novembre e Dicembre, mesi in cui gli *Opius* sono molto numerosi e non trovano, o trovano con molta difficoltà, larve di *Dacus oleae*.

Gli *Opius concolor* dell'Africa, allevati da Billiotti e Delanoue, invece, parassitizzano facilmente le larve di *Ceratitis capitata* Wied., allevate artificialmente.

- 3^o) Che io ho tenuto in allevamento, dal Novembre 1958 fino al Febbraio 1959 e dal Novembre 1959 fino al 27 Gennaio 1960, rispettivamente numero 10.055 e numero 274.662 esemplari di *Opius*, sviluppatisi da pupae di *Dacus oleae* raccolte in alcuni Comuni della Sicilia occidentale.

- 4^o) Che i primi tentativi fatti in laboratorio per far parassitizzare larve di *Ceratitis*, tenute in sacchetti di garza, dagli *Opius* raccolti in Sicilia, non sono fin'ora riusciti.

5^o) Che gli *Opius concolor*, secondo Martelli jun., parassitizzano nello stesso ambiente (Tripolitania), per il 15,5% le larve di *Dacus oleae* ospiti nelle olive della varietà "indusi" di Tripoli a frutto piccolo, e soltanto per lo 0,3% le larve di *Dacus*, ospiti in olive della varietà "pizzuta" importata dalla Sicilia; avendo queste ultime una polpa più grossa delle prime.

Gli esemplari di *Opius* trovati in Sicilia, hanno un ovopositore più lungo di quello degli *Opius concolor* (in media mm. 2,56 contro mm. 2,25) e parassitizzano le larve di *Dacus* che sono ospiti in tutte le varietà di olive coltivate in Sicilia, comprese quelle a polpa grossa, dette "olive da tavola" che tipicamente si coltivano nel Comune di Castelvetro (Trapani).

Tenendo presenti questi fatti e richiamando le idee espresse dal Beer e Sacchetti, nonché da altri numerosi Autori, sulle difficoltà che si incontrano nella definizione e determinazione delle singole entità sistematiche e in particolar modo della „Specie“, è da ritenere che qualsiasi diagnosi, basata soltanto su caratteri morfologici, può dar luogo a dubbi e portare, a volte, ad errori di valutazione.

D'altro canto, i su menzionati caratteri differenziali giustificano, a mio avviso, allo stato attuale delle nostre conoscenze, almeno l'esistenza di una "specie elementare"; a parte l'utilità pratica di poter fare riferimento, durante gli studi in corso, a gli esemplari trovati in Sicilia o a quelli provenienti dall'Africa.

In conclusione, pur accettando il giudizio espresso dall'illustre specialista Fischer, ma, tenendo presente, nel contempo, i sopra elencati caratteri di differenziamento tra i due gruppi: quello africano e quello siciliano, e in particolar modo, il carattere dell'ambiente "insulare" in cui questa popolazione vive e si moltiplica, nonché le considerazioni esposte nel 1957, propongo di tenere in sospeso il definitivo giudizio sulla sinonimia specifica tra gli esemplari viventi in Sicilia e quelli viventi nella Africa del Nord, e, in attesa che ulteriori e più profondi studi ed osservazioni possano portare nuovi e più sicuri elementi di giudizio, indicare, nel frattempo, gli esemplari di *Opius* parassiti di *Dacus oleae*, trovati in Sicilia, con il nome infraspecifico di: *Opius concolor* Szépl.-*siculus* Monastero.

LAVORI CONSULTATI

- FISCHER M. — Über die variabilität von taxomisc Wichtingen merkmalen bei *Opius concolor* Szépl. (Hym. Braconidae) — Entomophaga — Tomo III — N. 1 — 1^o trim. 1958 — C. I. L. B. — BILIOTTI E.-DELANOUE — Contribution a l'étude biologique d'*Opius concolor* Szépl. (Hym. Brac.) en élevage de laboratoire — Entomophaga — Tomo IV — N. 1 — 1^o trim. 1959 — C. I. L. B. — RUSSO G. — Esperimenti di lotta biologica contro la mosca delle olive (*Dacus oleae*) e la mosca della frutta (*Ceratitis capitata*) in Italia — Boll. Lab. Entom. Agr.-Portici — Vol. XVII — Settembre 1959. — JANNONE G.-BINAGHI G. — Primi esperimenti d'introduzione in Liguria di un endofago della mosca delle olive: *Opius concolor* Szépl. (= *O. siculus* Mon.) della Sicilia — Boll. Lab. Entom. Agr.-Portici — Vol. XVII — Settembre 1959. — MONASTERO S. — Studio sulla posizione sistematica dell'*Opius siculus* Mon. endofago della mosca delle olive — Atti. R. Acc. Sc. Lett. ed Arti — Vol. XVIII — Fasc. III^o — Palermo, 1934. — FISCHER M. — Lettera del 9 Dicembre 1959. — MONASTERO S. — Un nuovo parassita endofago della mosca delle olive trovato in Altavilla Milicia (Sicilia)-Fam. Braconidae Gen. *Opius* — Atti R. Acc. Sc. Lett. ed Arti di Palermo — Vol. XVI — Fasc. III^o — 1931. — MONASTERO S. — Nuove osservazioni sull'*Opius siculus* parassita endofago della mosca delle olive — Atti R. Acc. Sc. Lett. ed Arti — Serie IV — Vol. 1^o — Palermo, 1940. — MONASTERO S. — Una eccezionale cattura di *Opius siculus* Mon. nella annata agraria 1958 — Boll. Ist. Entom. Agr. ed Osserv. Malattie delle Piante — Vol. III — Palermo, 1959. — MONASTERO S. — Altra straordinaria cattura di *Opius* parassiti di *Dacus oleae* Gmel in Sicilia nel 1959 — Boll. Ist. Entom. Agr. ed Osserv. Malattie delle Piante — Vol. III^o Palermo, 1960. — MARTELLI G. — Contributo alla conoscenza biologica del *Dacus oleae* R. i dei suoi parassiti in Tripolitania — Agr. Coloniale — Anno XXXI — N. 4 — Serie A. — Novembre 1919. — BEER E SACCHETTI — Problemi di sistematica biologica — Ediz. Scientifiche Einaudi — Roma, 1952. — MONASTERO S. — Cronistoria e stato attuale delle nostre conoscenze sulla lotta biologica contro la mosca delle olive (*Dacus oleae* Gmel.) — Boll. Ist. Entom. Agr. dell'Università di Palermo — N. 13 — Palermo, 1957.

UNDESCRIBED ENCYRTID PARASITES (Hym.: Chalcidoidea) OF INDIAN COCCIDS

S. MASHHOOD ALAM

Section of Entomology, Department of Zoology, Muslim University, Aligarh. U. P., India

ACHRYSOPOPHAGUS GIRAULT

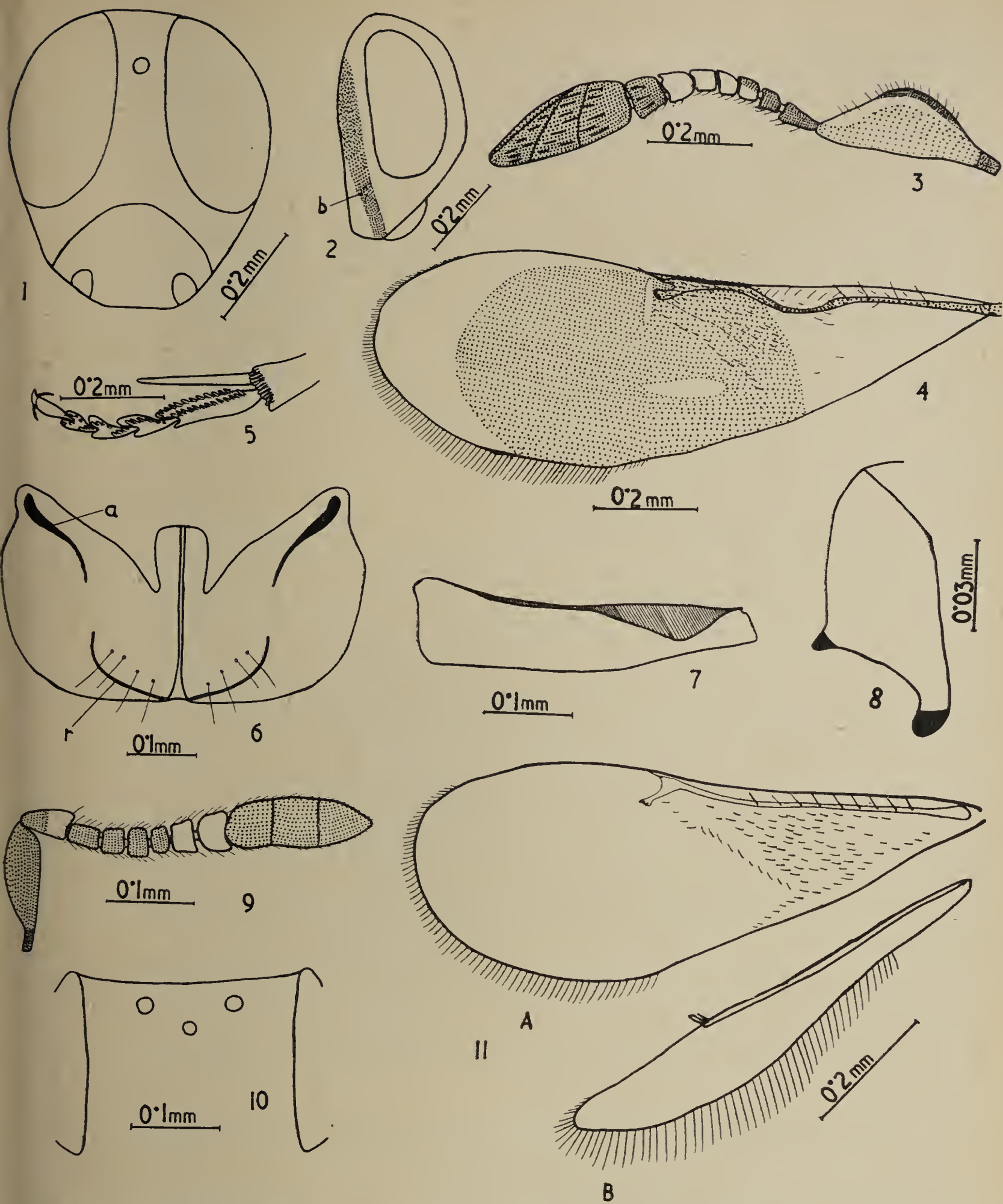
Achrysopophagus insolitus sp. n. runs down to genus *Achrysopophagus* Girault in Ferriér's (1953) key to genera of Encyrtidae based on females. Erdös (1955) in his key to genera of *Encyrtidae* has taken "ovipositor equal to half the length of abdomen," as main character of genus *Achrysopophagus* Girault. Mercet (1930) in his key to species of *Achrysopophagus* Gir. based on females has given considerable importance to the length of ovipositor in relation to the length of abdomen. The present writer thinks that the character of ovipositor in relation to the length of abdomen is quite valid to be raised to the status of subgeneric character. This means splitting of genus into two subgenera. Species with ovipositor clearly longer than half the length of abdomen should be placed in one subgenus, while the other species with ovipositor as long as or shorter than half the length of abdomen may be included in the second subgenus.

Since all the species of this genus are not available at the moment for special examination in respect to the character of ovipositor, it is not reasonable to declare splitting of the genus just now. However, it is suggested that this character should be restudied in described species of the genus in future so that the validity of the suggestion of the present writer may be checked up for good.

Revised Key to Species of *Achrysopophagus* Girault

Based on Females

1. Funicle colour white or with segments black and white 2
- Funicle uniformly coloured grey, dark brown or black 8
2. Funicle with combinations of dark brown, black and white segments 3
- Funicle completely white 7
3. First five funicle segments usually white, sixth and club brown or black 4
- Basal segments of funicle dark brown, apical segments white 5
4. First five funicle segments white, sixth and club black *A. rex* Girault
- First and ventral surface of second funicle segments dark brown, remaining portion of second and third to fifth segments white, sixth and club dark brown *A. insolitus* sp. n.
5. Scape elongated, more or less fusiform 6
- Scape wide; body colour yellowish orange; apical third of abdomen silvery in contrast to the violet basal third *A. taurus* Girault
6. First and second segments of funicle dark brown; head more long than wide; body yellowish orange with silvery on mesoscutum; propodeum at base and sides of abdomen metallic green; ovipositor very prominent *A. oviductus* Girault
- First segment of funicle dark brown, rest white; body yellowish orange with abdomen more dark *A. seini* Dozier
7. Body colour yellowish orange with basal half of abdomen metallic green *A. clavatus* Girault
- Body colour metallic green; segments of the funicle more wide than long *A. io* Girault
8. Body colour at least in part yellowish orange 9
- Body colour metallic 11
9. Wings completely infumate in the middle; mesonotum silvery; mesopleura and dorsum of abdomen purple violet, rest ochreous yellow *A. modestus* Timberlake
- Not as above 10



Figures 1-11. 1-8: *Achrysopophagus insolitus* sp. n. 1. Facial view of head; 2. Lateral view of head; b) band; 3. Antenna; 4. Forewing; 5. Incomplete tibiotarsal portion of middle-leg; 6. Subgenital plate: a) anterolateral apodeme; r) ridge; 7. Outer plate of ovipositor; 8. First valvifer. 9-11. *Xanthoencyrtus sacchari* sp. n. 9. Antenna; 10. Frontovortex; 11A. Forewing; 11B. Hingwing.

Forelegs: Yellowish with some very fine blackish markings along margins of femora and tibiae; tibial spur strong, curved and bifurcated at apex; pretarsus dark-brown.

Middlelegs (Fig. 5): Yellowish with darkbrown patch on distal and proximal ends of femora and tibiae respectively; tibial spur almost as long as basitarsus;

11 short stout pegs along the distal rim of tibiae; basitarsus with two rows of 13 pegs each, second, third and fourth tarsi with 9, 7 and 5 pegs respectively.

Hind legs: Coxae and trochanters lightly yellowish; femora and tibiae yellowish with an oblong patch on distal half and in the middle of femora and tibiae respectively; pretarsus darkbrown; coxae with four long setae along the margin of apical half; femora with six long setae along inner margin of apical half, apical rim of tibiae with a short spur.

Abdomen (Figs. 6, 7, 8): Metallic; bluish black; longer than thorax; rounded at apex; ovipositor exserted nearly half the length of abdomen; third valvulae lightly yellowish; subgenital plate with oblique antero-lateral apodemes (Fig. 6 a), posterior margin with a very small notch, a pair of ridges obliqued extending from the notch (r); outerplates of genitalia narrow at base, expanded at apex, dorsal margin thickened; first valvifers oblong, inner articular knob more prominent than outer one; second valvifers gradually narrowed with third valvulae immovably articulated, latter rounded at apex and elongated.

Measurements

Length of Female 1.55 mm; Head length (width): 0.54 (0.47) mm; Frontoververtex length (width): 0.135 (0.097) mm; Eye length (width): 0.366 (0.191) mm; Scape length (width): 0.358 (0.132) mm; Pedicel length (width): 0.082 (0.038) mm; Club length (width): 0.274 (0.11) mm; Forewings length (width): 1.17 (0.388) mm; Abdomen length 0.500 mm; Length of exserted part of ovipositor 0.254 mm.

Material: One Female holotype and one female paratype reared in November 1957. Endoparasite of *Centroccocus insolitus* Green at Pusa (Bihar), India.

Xanthoencyrtus Ashmead

Ferrière (1953) declared *Pholidoceras* Mercet as synonym of *Xanthoencyrtus* Ashmead. The present writer (1957) has accepted it. Erdös (1955) made no mention of *Xanthoencyrtus* Ashm., though he has kept *Pholidoceras* Mercet as a valid genus. The present writer reaffirms Ferrière's view on the basis of his study of *Xanthoencyrtus sacchari* sp. n.

Mercet (1921) has given a key to species of *Pholidoceras* (now *Xanthoencyrtus*) based on females. The present writer (1957) has already given a detailed account of *X. semiapterus* Mercet. It is, therefore, considered reasonable to revise Mercet's (1921) key so that *X. semiapterus* Mercet and *X. sacchari* sp. n. can be included in it.

Revised Key to Species of Xanthoencyrtus Ashmead

Based on Females

- 1. Body yellow or yellowish orange or brownish yellow 2
 - Body dark brown, almost black; stigmal vein arises from the submarginal vein a little before it reaches the anterior margin of wing; marginal fringes of forewings much shorter than those of hindwings *X. parvula* Mercet
- 2. Body yellow; marginal fringes of both wings of equal length; fringes of hindwings as long as the width of wing; stigmal vein arises from the submarginal vein almost when it reaches the anterior margin of wing *X. flavida* Mercet
 - Marginal fringes of forewings much shorter than those of hindwings; fringes of hindwings about one half the width of wing 3
- 3. Body brownish yellow; distance of basal ocelli from eye rim seven times greater than their distance from occipital margin; scape, pedicel, funicle segments 4—6 yellow, funicle segments 1—3 and club black; pedicel clearly longer than funicle segments 1 and 2 united *X. semiapterus* Mercet

- Body yellowish orange; distance of basal ocelli from eye rim five times their distance from occipital margin; basal portion of pedicel, funicle segments 1—4 and club orange; apex of pedicel, funicle segments 5—6 whitish orange; pedicel clearly shorter than funicle segments 1—2 united *X. sacchari* sp. n.

XANTHOENCYRTUS SACCHARI SP. N.

Female

Head (Fig. 10): Yellow with whitish tint; wider than long; frontovertex wide, two and a half times wider than long; eye dark, large and globular, inner rims of eyes parallel; ocelli orange coloured, almost in a line, basal ocelli from eye rim five times their distance from occipital margin (Basal ocellus from eye 0.0696 mm; Basal ocellus from occipital margin 0.014); antennal sockets below the imaginary line joining the lower rims of eyes and close to oral margin; mandibles bidentate; maxillary palps two segmented and labial palps single segmented.

Antennae (Fig. 9): Scape rusty; base of pedicel funicle segments 1—4 and club orange; apex of pedicel, funicle segments 5—6 whitish-orange; scape long, three times longer than wide; pedicel clearly shorter than first two funicle segments united (Pedicel 0.054 mm, First and Second segments 0.058 mm), first funicle segment longer than wide (L. 0.034 mm; W. 0.029 mm), remaining funicle segments wider than long, fourth segment the shortest (L. 0.022 mm; W. 0.035 mm); club three segmented, two and a half times longer than wide.

Thorax: Yellowish orange; pronotum small, narrow in middle, expanded on sides, anterior and posterior margins notched in middle; scutum and scutellum blackish along their outer margins, scutum wider than long, scutellum rounded at apex; axillae broadly contiguous in middle; metanotum narrow, band like; propodeum narrow in middle expanded on sides; meso-postphragma extended much beyond the propodeum; pleura and sterna yellowish orange.

Forewings (Fig. 11 A): Well developed, more than two and a half times longer than wide; hyaline; submarginal vein very long bearing 9 stout setae, hind margin wavy; marginal vein very short, longer than wide; postmarginal vein very short; stigmal vein developed, slightly longer than marginal vein; marginal fringes short, distance between fringes equals one fourth the length of a fringe; speculum continuous without interruption upto the anal margin of wing.

Hindwings (Fig. 11 B): Hyaline; marginal fringes longer in comparison to those of forewings, slightly less than half the wing width; wings nearly six times as long as wide.

Forelegs: Coxae, trochanters, femora, tibiae and tarsi uniformly coloured orange; tibial spur stout, curved and bifurcated at apex.

Middlelegs: Coxae, trochanters, femora, tibiae and tarsi uniformly coloured orange yellow; tibial spur longer than its basitarsus.

Hindlegs: Coxae, trochanters, femora, tibiae and tarsi uniformly coloured orange yellow.

Abdomen: Large; oval; longer than thorax; cercal plates starting at the middle of abdomen; ovipositor concealed.

Measurements

Length of Female 1.315 mm; Head length (width): 0.275 (0.394) mm; Frontovertex length (width): 0.10 (0.240) mm; Basal ocellus from eye 0.0696 mm; Basal ocellus from occipital margin 0.014 mm; Forewings length (width): 0.840 (0.313) mm; Hind-

wings length (width): 0.680 (0.113) mm; Marginal fringes of hindwing length 0.0508 mm.

Material: One Female holotype reared in April 1957. Endoparasite of *Ripersia sacchari* Green at Pusa (Bihar), India.

REFERENCES

ALAM, S. M., 1957, The Taxonomy of some British Encyrtid Parasites (Hymenoptera) of scale insects (Coccidoidea). *Tran. R. ent. Soc. Lond.* 109 (15): 427—466. — ERDÖS, J., 1955, Key to genera of Encyrtidae. *Beiträge zur Entomologie*. 5 (1/2): 165—199. — FERRIÈRE, C., 1953, Encyrtides Palearctiques (Hym. Chalcidoidea) Nouvelles table des generas avec notes et synonymies. *Mitt. Schweiz. ent. Ges.* 26: 1—45. — MERCET, R. G., 1921, Fauna Iberica Hymenopteros, Fam. Encirtidos. *Inst. Nac. de Ciencias*: 732 pp. — MERCET, R. G., 1930, Les Generas Prochiloneurus et *Achrysopophagus* (Hym. Chalcidoidea). *Bull. de la Soc. R. Ent. D'Egypt.* 4: 224—228.

LES LIGNÉES PHILÉTIQUES DES EUMENES S. L. DU GLOBE (Hym. Vesp.)

A. GIORDANI SOIKA

Museo Civico Storia Naturale Venice

La classification des *Eumenes* est particulièrement difficile, et le groupement en sous-genres de ses nombreuses espèces est souvent incertain, en dépit des efforts de plusieurs auteurs: de Saussure, Schulthess, Zavattari, Bequaert et Bertoni de Winkelried.

Un étude de la morphologie externe, de l'appareil copulateur male et de la biogéographie des *Eumenes* m'a permis de reconnaître des lignées phylétiques bien distinctes, qu'on peut réunir, d'après leur affinité, en groupes qui peuvent avoir, à mon avis, la dignité de genres.

On trouve, comme d'habitude, des lignées expansives, à large distribution, riches de nombreuses espèces, et des lignées dont nous n'avons que un ou deux survivants très localisés. Ce sont des espèces à édège très modifié, hyperthélique, disharmonique qui, comme dit Jeannel « végètent dans leurs contrée d'origine comme des laissés pour compte ».

Il faut, enfin, signaler que, à l'intérieur de la même lignée, les différences de forme de l'édège et de digitus sont, en general modestes.

Voici un esquisse de cette nouvelle classification.

Genre eumenes latr. (type: *coarctatus* L.)

II tergite avec lamelle apicale. Antennes du ♂ crochues à l'extrémité. Mésopisternum sans carène épiconémiale.

1^o Lignée de l'*E. coarctatus* (L.) — I tergite pyriforme, peu allongé. Lobes basaux de l'édège peu développés. Digitus triangulaire dans sa moitié basale, puis allongé nastriforme. Hémisphère nord; infiltrations vers le sud en Asie (Archipel Malais). — Cette lignée, d'origine probablement angarienne, comprend la plupart des espèces du genre.

2^o Lignée de l'*E. lucasius* Sauss.) — I tergite très allongé, nastriforme. Le reste comme chez la lignée de l'*E. coarctatus*. — Hémisphère sud, avec infiltrations dans la région désertique et steppique saharo-sindienne (*comberi* Dov., *antennatus* Bingham, *mirandus* Kost. et *parisii* Giord. Ska.). Lignée évidemment d'origine gondwanienne. — Espèces: nombreuses espèces africaines (*lucasius* Sauss. etc.), asiatiques (*floralis* Sm.

diligens Sm. *dichrous* Maindr., *makiling* Will. etc.; une australienne (*simplicilamellatus* Giord. Ska.), trois dans l'Amérique du Sud (*filiformis* Sauss., *rufomaculatus* Fox. (= *colombianus* Zav.), et *fulvomaculatus* Fox.

3° Lignée de l'*E. samurayi* Schulth. — Espèces de grande taille. I tergite pyri-forme allongé. Lamelle dorsale de l'édéage et apodèmes énormément développés; lobes basaux allongés. L'édéage de l'*E. samurayi* porte dorsalement une épine préapicale, qui manque dans l'*E. labiatus*. — Cette lignée, très ancienne, ne comprend que deux espèces: *E. samurayi* Schulth. du Japon et *E. labiatus* Giord. Ska. de Formosa.

4° Lignée de l'*E. braunsianus* Schulth. — Morphologie externe comme dans les lignées 1 ou 3, mais l'extrémité de l'édéage est très élargie, renflée, et pliée sur le dos. Lobes basaux de l'édéage manquants ou peu développés. Digitus triangulaire. — Une espèce, dans l'Afrique du Sud (*E. braunsianus* Schulth.) et une dans l'Amérique du Nord (*E. americanus* Sauss.).

Genre omicroides Giord. Ska. (type: *singularis* Sm.)

II tergite avec lamelle apicale. Antennes du mâle crochues à l'extrémité. I tergite très allongé. Mésoepisternum avec carène épiconémiale bien développée.

1° Lignée de l'*E. singularis* Sm. — Mêmes caractères du genre; édéage inconnu. Une seule espèce: *E. singularis* Sm. de l'Archipel Malais.

Genre omicron Sauss. (type: *globicollis* Spin.)

II tergite avec lamelle apicale plus ou moins développée. Antennes du mâle crochues à l'extrémité. Mésoepisternum avec carène épiconémiale. I tergite jamais très allongé, en général court. — Région néotropicale.

1° Lignée de l'*O. callimorphus* (Sauss.) — Insectes allongés, partie libre apicale du clypeus allongée, presque aussi longue que la partie basale. Thorax non comprimé, ponctué comme d'habitude. Édéage trapu, court; lobes basaux très épaissis, dentés et denticulés. Basivolselle avec un long prolongement pourvu de nombreuses épines. Digitus court et large, arrondi. — Je connais trois espèces appartenant à cette lignée: *callimorphus* (Sauss.), *usitatus* (Fox.) et *insignis* (Fox.).

2° Lignée de l'*O. laevigatus* (Bréth.) — Insecte allongé, partie libre apicale du clypeus comme chez *callimorphus*. Thorax comprimé, presque sans points, lisse et luisant. Lamelle apicale du II tergite peu distincte. Édéage long, denticulé; lobes basaux transformés en deux longues épines droites; lamelle dorsale très allongée, à côtés parallèles. Digitus en triangle allongé, très poilu. — Une seule espèce: *laevigatus* Bréth. de l'Argentine et Paraguay.

3° Lignée de l'*O. coloratus* (Fox.) — Insectes allongés. Partie libre du clypeus très courte, beaucoup moins longue que la partie basale. Édéage allongé, élargi et plié ventralement au sommet. Lobes basaux bien développés. Digitus court, triangulaire. — Espèces: *coloratus* (Fox.), *invenustus* (Fox.).

4° Lignée de l'*O. foxi* (Schulz) — Insectes trapus, petits, avec l'abdomen très déprimé. Édéage très long; apodèmes très courts, environ $\frac{1}{5}$ de l'édéage. Extrémité de l'édéage élargie et un peu recourbée ventralement. Digitus très allongé. Extrémité des gonocoxites normalement arrondie, étroite. — Espèces: *foxi* (Schulz), etc.

5° Lignée de l'*O. placidus* (Sm.) — Insectes trapus, de taille petite, avec l'abdomen déprimé. Lobes basaux de l'édéage transformée en deux épines allongées et recourbées

vers les apodèmes et latéralement. Digitus court, en triangle équilatéral, presque uniformément couvert par des sensilli. Extrémité des gonocoxites très large, subtronquée. — Espèces: *placidus* (Sm.) (= *mexicanus* Sauss.), *suffusus* (Fox.).

6° Lignée de l'O. *totonacus* (Sauss.) — Insectes de taille petite, avec le thorax globuleux et l'abdomen déprimé. Édéage comme chez la lignée de *placidus*, mais le digitus est allongé, arrondi, avec un petit nombre de sensilli à l'extrême base. Extrémité des gonocoxiti étroite, arrondie. — Espèces: *totonacus* (Sauss.), *parvulus* (F.) (det. Schulthess), *aviculus* (Sauss.), *nymphalis* (Zav.), *opifex* (Bréth.), et *deformus* (Fox.).

7° Lignée de l'O. *proximus* (Fox.). — Insectes plus allongés, abdomen moins déprimé. Édéage très allongé et grêle. Digitus très étroit et allongé. — Espèces: *proximus* (Fox.) et *lugubris* (Zav.).

8° Lignée de l'O. *anisitsi* (Bréth.) — Insecte allongé. II tergite comprimé, avec une gibbosité dorsale peu développée. Édéage un peu élargi à l'extrémité, avec les lobes basaux petits, mais bien développés et denticulés. Digitus en triangle très allongé. — Espèces: *anisitsi* (Bréth.).

9° Lignée de l'O. *superficialis* (Fox.). — Taille moyenne. II tergite avec une gibbosité dorsale anguleuse, suivie par une dépression sensible. Édéage très grêle et allongé, un peu élargi à l'extrémité; lobes basaux très petits, dentiformes. — Espèces: *superficialis* (Fox.).

10° Lignée de l'O. *infernalis* (Sauss.) — Insecte petit; sur le dos du II tergite une gibbosité creusée par de gros points enfoncés, le reste du tergite presque lisse. Édéage allongé, lobes basaux arrondis, bien développés; apodèmes très courts. Digitus en triangle allongé. — Espèces: *infernalis* (Sauss.).

11° Lignée de l'O. *thoracicus* (Sauss.) — Mesonotum déformé par saillies et sillons. Édéage avec l'extrémité pliés en angle droit du côté dorsal. Lobes basaux bien développés. Digitus en triangle très pointu du côté externe. — Espèces: *thoracicus* (Sauss.).

Autres lignées: Seulement une partie des espèces d'Omicron me sont connues et certainement il y a encore de nombreuses lignées à identifier. En particulier la lignée de l'O. *novarae* (Sauss.) qui comprend les O. *ecuadoriensis* (Zav.) et *strandi* (Zav.): j'ai vu les types mais l'appareil copulateur m'est inconnu. Cette lignée est caractérisée par les faces latérales du propodéum parfaitement plates et séparés de la face postérieure par une carène régulière, lisse et tranchante, dirigée latéralement.

Genre pachymenes Sauss. (type: *E. sericeus* Sauss.)

Taille grande ou moyenne. II tergite simple, sans lamelle apicale. Ponctuation éparse, parfois manquante sur une partie plus ou moins grande du corps. Tempes étroites. Lobes basaux de l'édéage bien développés, quelques fois transformés en longues et robustes épines courbées en arc. Antennes ♂ terminées par un crochet. — Région néotropicale.

1° Lignée de *P. chrysothorax* (Sauss.) — Lame dorsale de l'édéage très longue et grêle. Lobes basaux de l'édéage fusionnés avec les apodèmes, transformés en longues et robustes épines courbées en arc. Basivolselle avec un long prolongement dont l'extrémité peut être quadrilobée. Digitus triangulaire, plus ou moins allongé; sensilli groupés vers la base. — Espèces: *chrysothorax* (Sauss.), *ater* (Sauss.), *velutinus* (Sauss.), *argentinus* (Berg.), *jeorgenseni* (Schr.).

2° Lignée de *P. testaceus* (Fox.) — Lame dorsale de l'édéage de longueur normale. Lobes basaux de l'édéage étroit, allongé, mais non spiniforme. Digitus très long. — Espèces: *testaceus* (Fox.) et sp. aff. *velutinus* Sauss.

Genre brachymenes N. Gen. (type: *E. wagnerianus* Sauss.)

Comme *Pachymenes*, mais tempes et vertex bien développés. Lobes basaux de l'édéage denticulés et terminés par une épine plus ou moins longue, légèrement courbée. Digitus très allongé, même dans sa partie basale. Une seule lignée. — Rég. néotropicale. — Cette lignée, issue de l'ancien stock des *Delta* est actuellement représentée seulement par les espèces *wagnerianus* (Sauss.) et *dyscherus* (Sauss.).

Genre katamenes M. W. (type: *K. watsoni* M. W.)

Taille grande. II tergite simple. Tempes et vertex bien développés. Métatarse II, presque toujours, plus ou moins renflé chez le ♂. Edéage avec, près de la base, une saillie ensiforme impaire dirigée ventralement et une pièce libre, à forme de encre près de la base des apodèmes. Digitus triangulaire avec les sensilles réunis dans un bourrelet basal (seule exception: *K. rauensis* Giord. Ska.). Antennes ♂ terminées par un crochet. — Espèces paléosteppiques, des régions arides paléarctiques et africaines. Voir Giordani Soika, Boll. Soc. Entom. Ital., LXXIX, 1949, p. 46 et Boll. Mus. Civ. Venezia, XI, 1958, p. 57.

Genre delta Sauss. (type: *E. maxillosus* Deg.)

Taille grande. II tergite simple. Tempes très étroites (sauf *xanthurus* [Sauss.] et *alluandi* [Pér.]). Edéage sans saillie impaire ni formation chitineuse en encre. Antennes ♂ terminées par un crochet. — Nombreuses espèces, évidemment d'origine gondwanienne, très répandues dans les régions tropicales; une espèce paléarctique.

1^o Lignée de *D. maxillosus* (Deg.) — Lobes basaux de l'édéage bien développés. Lame dorsale courbée dans son tiers apical. Digitus en général pigmenté, de forme particulière. — Lignée expansive, avec nombreuses espèces en Afrique et Asie; deux en Australia. Une, *D. pensilis* (Sauss.) de Madagascar, diffère très sensiblement des autres par la forme du digitus. — Exemples: *maxillosus* (Deg.), *campaniformis* (F.), *latreillei* (Sauss.), *hottentottus* (Sauss.), etc.

2^o Lignée de *D. xanthurus* (Sauss.) — Edéage comme chez la lignée précédente, mais tempes et vertex bien développées. — Deux espèces, survivantes insulaires: *D. xanthurus* (Sauss.) de la Nouvelle Calédonie et Nouvelles Hébrides, et *D. alluandi* (Pér.) des Seychelles et Amirantes.

3^o Lignée de *D. unguiculatus* (Vill.) — Lobe basal de l'édéage largement échancré. Digitus grand, foliacé, triangulaire. Tempes courtes. — Une seule espèce, paléarctique: *D. unguiculatus* (Vill.).

4^o Lignée de *D. arcuatus* (F.) — Diffère des lignées précédentes par le I tergite très étroit et allongé, à côtés parallèles ou presque. Sensilles du digitus distribués dans sa moitié basale et non groupés sur le bourrelet basal. — Espèces nombreuses, des régions orientale et australienne (voir Van der Vecht, Zool. Verhandl. No. 41, 1959). Le *D. incola* (Giord. Ska.) probablement devra être placé dans une lignée distincte.

5^o Lignée de *D. phthisicus* (Gerst.) — La seule espèce de cette lignée, probablement non distincte de la précédente, est caractérisée par le digitus, qui est très allongé, élargi à l'extrémité. — Lignée représentée seulement par le *D. phthisicus* (Gerst.) de l'Afrique tropicale.

6° Lignée de *D. canaliculatus* (Ol.) — I tergite très allongé, nastriforme. Pronotum avec une callosité humérale très prononcée. Lobes basaux de l'édéage très développés, subrectangulaires. Digitus en triangle allongé, avec de nombreux sensilli dans son tiers basal. — Amérique du sud. — Espèces: *canaliculatus* (Ol.) (*argillaceus* L.), *abdominalis* (Dr.), *mendozanus* (Schr.), *confusus* (Beq. Salt.) etc.

7° Lignée de *D. philantes* (Sauss.) — Edéage très arcué et plié dorsalement, brusquement élargi au sommet. Digitus petit, entièrement et fortement chitinisé, de forme particulière. — Une seule espèce, survivante, de l'Australie.

8° Lignée de *D. bicinctus* (Sauss.) — Edéage sinueux, un peu courbé ventralement. Lobes basaux de forme particulière. Digitus très allongé, subtriangulaire dans sa moitié basale, à côtés parallèles dans sa moitié apicale. — Une seule espèce, survivante, de l'Australie.

9° Lignée de *D. insularis* (Sm.) — Edéage droit, subcylindrique, lobes basaux absents. Digitus triangulaire. — Une seule espèce, survivante, des îles Fiji.

10° Lignée de *D. caffer* (L.) — Edéage très allongé, courbé ventralement et dilaté en palette dans sa moitié apicale. Lobes basaux presque inexistent. Digitus de forme particulière. — Une seule espèce, survivante, de l'Afrique du Sud.

Genre *ischnogasteroides* Magr. (type: *I. flavus* Magr.)

I tergite très allongé, nastriforme. II tergite longuement petiolé. Lobes basaux de l'édéage allongés. Digitus triangulaire, échancré à sa base; les deux lobes réunis par une mince lamelle transparente.

Genre *afreumenes* Beq. (type: *E. melanosoma* Sauss.)

Comme Delta, mais avec deux carènes épiconémiales, antérieure et postérieure dans le mésoepisternum. Edéage très spécialisé, avec les lobes basaux très développés; l'extrémité, étroite, est précédée par une remarquable dilatation. Le digitus, triangulaire à sa base, devient brusquement étroit et se termine par un long et mince prolongement nastriforme. Antennes ♂ terminées par un crochet. — Espèces: Au moins 4 espèces, confondues actuellement avec le vrai *melanosoma* (Sauss.), de l'Afrique tropicale.

Genre *zetheumenidion* Beq. (type: *E. femoratus* Schulth.)

Tempes et vertex très développés. Thorax fortement déprimé. I tergite mince, nastriforme. II tergite avec lamelle apicale. Edéage très déprimé, large, plus ou moins graduellement élargi de la base à l'extrémité qui est arrondie et précédée par un orifice subcirculaire. Lobes basaux transformés en longues épines droites, dirigés ventralement. Base des apodèmes en partie isolée de l'édéage. Antennes ♂ terminées par un crochet. Afrique méridionale. — 5 espèces (voir Giordani Soika, Atti Ist. Veneto Sc. Lett. Arti, CIII, 1944, p. 161).

Genre *oreumenes* Beq. (type: *E. decoratus* Sm.)

Espèces de grande taille, avec une lamelle à l'extrémité du II tergite, comme chez le genre *Eumenes*. I tergite court, et pyriforme. Dernier article des antennes du mâle petit, hémipyriforme.

sphérique. Edéage court, trapu, avec les lobes basaux largement fusionnés avec les apodèmes et la lame dorsale longue et robuste, obliquement carenée. Partie basale du digitus épaisse, fortement chitinisée; partie apicale en forme de voile très légère et très transparente. — Une seule espèce, survivante, de Japon et Chine.

Genre oreumenoides N. Gen. (type: *E. edwardsii* Sauss.)

Espèce de taille moyenne; II tergite sans lamelle apicale. I tergite long, nastriforme. Dernier article des antennes du mâle comme chez *Oreumenes*. Edéage très court et trapu, avec l'extrémité élargie en toit, la lame dorsale très peu développée et les apodèmes fortement arqués. — Une seule espèce, survivante, de l'Inde.

Note. — L'appareil copulatore di plusieurs espèces m'étant encore inconnu, il m'est impossible d'établir la position de certaines espèces, notamment des *Eumenes venticosus* Sauss., et *bogotanus* Zav., etc., *aureoniger* Giord. Ska., et *viatrix* Nurse.

**SU DUE SPECIE DI FABRICIUS APPARTENENTI
AL GEN. MERIA ILLIGER (Hymenoptera: Tiphidae)**

(Vic table IV)

DELFA GUIGLIA

Museo Civico di Storia Naturale, Genova (Italia)

Le nostre conoscenze sulle Myzininae paleartiche erano, fino a pochissimi anni fa, assai frammentarie ed incerte. In seno al Gen. *Meria* esisteva la più grande confusione, di conseguenza l'individuare e fissare le diverse specie presentava difficoltà tali che, istituire una sistematica, sia pure approssimativa del genere, era del tutto impossibile.

I tentativi di stabilire l'entità specifica dei maschi solo in base alle caratteristiche esterne non avevano portato a nessun risultato positivo, ma avevano anzi dato luogo ad errate interpretazioni e conseguenti confusioni sinonimiche che maggiormente complicarono la già difficile identificazione delle singole specie.

Sono le recenti e ripetute ricerche sull'armatura genitale maschile (Guiglia 1955, 1957, 1958, 1959, 1960) che hanno permesso di chiarire, in buona parte, l'intricatissima sistematica del genere, almeno per quanto riguarda i maschi. Soprattutto interessante è risultato il riconoscimento delle specie dei vecchi Autori o malamente interpretate o non più ricordate in letteratura come la « *Scolia cylindrica* » Fabricius (1793) e la « *Scolia volvulus* » Fabricius (1798).

Nella presente nota si è voluto, non solo fissare la giusta posizione sistematica delle due sopra nominate specie, ma anche e soprattutto dimostrare quali notevoli differenze di struttura presenti l'armatura genitale maschile di specie del Gen. *Meria* apparentemente simili e di conseguenza fra di loro confuse. Si è voluto inoltre mettere in evidenza come una sistematica stabilita su questa base permetta di apprezzare anche quelle caratteristiche differenziali esterne da prima non rilevate o confuse o non giustamente interpretate.

***Meria cylindrica* Fabricius**

Scolia cylindrica Fabricius, Entom. system. II, 1793, p. 238, No. 38. — *Sapyga cylindrica* Panzer, Faun. Insect. German. VIII, 1805, P. 87, T. 19. — Dalla Torre, Catalog. Hymenopt. VIII, 1897, p. 191. — *Myzine cylindrica* Guiglia, 1957, fig. 1.

Loc. tip.: « Habitat in Italia Dr. Allioni ».

Loc. tip. ristr.: Piemonte¹.

Ho esaminato al Museo Zoologico di Copenaghen il tipo della « *Scolia cylindrica* » Fabricius che, per quanto non in buone condizioni di conservazione (ha solo il torace e i due primi segmenti dell'addome), mi ha tuttavia permesso di confermare l'esattezza della mia precedente identificazione (1957).

Nella monografia sulle Myzininae d'Italia, attualmente in elaborazione, verrà particolarmente descritta e raffigurata questa *Meria*; nella presente nota mi sono limitata a mettere in evidenza i principali caratteri che la differenziano dalla *Meria tripunctata* Rossi, specie con la quale é stata quasi sempre confusa ed erroneamente posta in sinonimia. Il che ho potuto fare fissando innanzi tutto le due entità specifiche in base alla struttura dell'armatura genitale:

Meria tripunctata Rossi

Armatura genitale come nella fig. 1.

Clipeo di regola giallo (solo eccezionalmente macchiato di nero) a punteggiatura abbastanza regolare ed uniformemente distribuita.

Tempie larghe, di regola densamente punteggiate con intervalli lucidi fra punto e punto o ridottissimi o nulli.

Funicolo delle antenne cilindrico, lungo e snello. Penultimo articolo più di due volte più lungo che largo.

Torace di regola con disegni gialli.

Margine anteriore del pronoto con lamella bene distinta, più o meno trasparente.

Ultimo urotergite di regola con macchia gialla ai lati.

Ali ialine. Stigma di regola giallo ferrugineo.

Aggiungo che nella *M. cylindrica* la scultura é nell'insieme più grossolana rispetto alla *M. tripunctata*.

Meria cylindrica Fabricius

Armatura genitale come nella fig. 2.

Clipeo di regola nero (solo eccezionalmente macchiato di giallo) a punteggiatura irregolare e non uniformemente distribuita.

Tempie più strette, di regola non densamente punteggiate con intervalli lucidi fra punto e punto larghi, di regola maggiori del diametro dei punti.

Funicolo delle antenne più corto, piuttosto tozzo e lievemente clavato. Penultimo articolo non più di due volte più lungo che largo.

Torace di regola del tutto o quasi privo di disegni gialli.

Margine anteriore del pronoto senza bene distinta lamella.

Ultimo urotergite di regola senza macchia gialla ai lati.

Ali ialine leggermente infoscate. Stigma di regola bruno.

Meria volvulus Fabricius

Scolia volvulus Fabricius, Suppl. entom. system., 1798, p. 256, No. 38. — *Myzine volvulus* Guiglia 1958, p. 2, fig. 1. — *Meria volvulus* Guiglia 1959, pp. 5, 6, 12; figg. 5, 6. — Guiglia 1960, pp. 72, 80; fig. 7.

Loc. tip.: Tanger.

La *M. volvulus* Fab., posta nel Catalogus Hymenopterorum del Dalla Torre (Vol. VIII, 1897, p. 128) in sinonimia con la *Myzine tripunctata* Rossi, non é stata più discussa dagli Autori né presa in considerazione in letteratura. Solo recentemente

¹ In Fabricius la località tipica così indicata: « Habitat in Italia. Dom. Allioni » deve venire ristretta, come giustamente ha messo in rilievo il Dr. F. Capra (Boll. Soc. Entom. Ital., LXXVI, 1946, p. 29), al Piemonte. È presumibile difatti che il Dr. Carlo Allioni (1725—1804), medico e botanico di Torino, abbia prevalentemente raccolto in Piemonte.

(1958, l. c.), attraverso l'esame di esemplari topotipici ed ora in seguito all'esame del tipo (Coll. Museo Zoologico di Copenaghen), ho potuto con sicurezza fissare la posizione sistematica di questa specie, la cui indipendenza dalla *M. tripunctata* Rossi é chiaramente dimostrata dalla struttura dell'armatura genitale e da caratteri esterni che qui brevemente riassumo:

Meria volvulus Fabricius

Armatura genitale come nella fig. 3.

Specie a complessione robusta.

Statura di regola non inferiore ai mm. 12.

Urotergite I (visto di profilo) con la faccia declive perpendicore alla faccia dorsale e ad essa raccordata da un angolo smussato.

Margine anteriore del pronoto con lamella trasparente notevolmente elevata.

Urotergiti II—V di regola piuttosto profondamente e densamente punteggiati.

Aggiungo che nella *M. volvulus* le antenne sono proporzionalmente più brevi e più tozze.

Meria tripunctata Rossi

Armatura genitale come nella fig. 1.

Specie a complessione più gracile.

Statura anche inferiore ai mm. 10.

Urotergite I (visto di profilo) con la faccia declive obliqua rispetto alla faccia dorsale e ad essa raccordata da un'ampia curva continua.

Margine anteriore del pronoto con lamella, più o meno trasparente, bene distinta ma non notevolmente elevata.

Urotergiti II—V di regola a punti piuttosto fini con intervalli lucidi, più o meno ampi, fra punto e punto.

BIBLIOGRAFIA

GUIGLIA D. — 1955. — Su due specie di *Myzine* descritte da Fr. Smith (Hymenoptera: *Tiphiidae*). — Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova, LXVIII, pp. 149—153; 6 figg. — GUIGLIA D. — 1957. — Le *Myzine* d'Italia. Osservazioni preliminari (Hymenoptera: *Tiphiidae*). — Doriana (Suppl. Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova), II, No 82; 6 figg. — GUIGLIA D. — 1958. — Osservazioni su specie del Gen. *Myzine*. — Doriana (Suppl. Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova), II, No 84; 4 figg. — GUIGLIA D. — 1959. — Contributo alla conoscenza delle *Myzininae* del Nord Africa (Hymenoptera: *Tiphiidae*). — Ann. Mus. Civ. St. Nat. Genova, LXX, pp. 1—26; 13 figg., 6 Tavole. — GUIGLIA D. — 1960. — *Myzininae* raccolte dal Prof. J. de Beaumont in Marocco ed Algeria (Hym. *Tiphiidae*). (II Contributo alla conoscenza delle *Myzininae* del Nord Africa). — Mitt. schweiz. ent. Ges., Bd. XXXIII, Heft I, pp. 65—82; 17 figg.

BEMERKUNGEN ÜBER DIE PALÄARKTISCHEN SCOLIIDEN

Dr. J. G. BETREM

Höhere Schule für Tropische Landwirtschaft, Deventer, Niederlande

Die Paläarktischen Vertreter der Dolchwespen (Familie: Scoliidae) gehören zu den interessantesten der ganzen Familie. Rings ums Mittelmeer leben primitive Dolchwespen der Gattung *Campsoscolia* Betr., die merkwürdigerweise ihre nächsten Verwandten in Nordamerika haben. Die Vertreter der Untergattung *Campsomeriella* Betr. des Genus *Campsomeris* findet man von Neuguinea bis Südafrika, aber nicht in China und in der zentralen und nördlichen Paläarktisk. Den paläarktischen Vertreter dieser Untergattung *C. thoracica* (Fabr.) findet man im Süden: in Persien, Israel, Ägypten und in Nordafrika, wo er ziemlich weit nach Süden bis nach Nord-Nigeria geht.

Die Scolien sind alle Parasiten der Engerlinge und sind auf verschiedenen Stellen der Welt für die biologische Bekämpfung dieser Larven gebraucht worden. Sie sind also nützlich. Ich möchte hier nicht weiter ausholen, sondern die Verbreitung der zwei mitteleuropäischen Arten *Sc. hirta* (Schr. 1781) und *Sc. sexmaculata* (O. F. Müller 1766), die den meisten besser als *Sc. quadripunctata* Fabr. 1773 bekannt ist, behandeln.

Seit der Erscheinung meiner „Beiträge zur Kenntnis der Paläarktischen Arten des Genus *Scolia*“ (Tijdschr. v. Entom. 78, 1935) habe ich versucht, möglichst viele weitere Fundorte dieser Arten in Europa zu sammeln. Besonders wertvolle Ergebnisse habe ich erhalten von: Herrn Berland (Paris), Dr. Blüthgen (Naumburg), Dr. Sachtleben (Deutsches Entomologisches Institut), Dr. Guiglia (Genua), Prof. Handschin (Basel), Prof. Beaumont (Lausanne), Dr. Kühlnhorn (München) und weiter vom Museum d'Histoire Naturelle in Genève, vom Zoologischen Museum in Straßburg, vom „Museum voor Natuurlijke Historie“ in Leiden, vom Zoologischen Museum in Amsterdam und vom „British Museum (Natural History)“. Auf den beigefügten Karten sind alle mir bekannten Fundorte eingetragen. Wir beginnen mit der Verbreitung der *Sc. hirta*.

Verbreitung der *Scolia hirta*

Bevor wir zu ihrer interessanten Verbreitung in Mitteleuropa übergehen, wollen wir ihre südlichen und östlichen Verbreitungsgrenzen feststellen. Sicher kommt sie in ganz Südeuropa vor: Spanien, Italien, Balkan u. s. w. Sie ist dort auf sandigen Stellen sehr gemein. Auch auf Korsika, Sardinien und selbst auf Malta ist sie gefunden worden. Im Westen Nordafrikas scheint sie selten zu sein, von dort sind nur wenige Fundorte bekannt. In Tunis, Tripolis, Ägypten, Israel, Transjordanien ist sie unbekannt, nur im Libanon und im Norden West-Persiens (?) sind einzelne Fundstellen bekannt geworden; aus der Türkei kennen wir verschiedene Fundorte wie auch aus Südrußland. Weiter östlich finden wir verwandte Arten (? Unterarten) wie *Sc. schrencki* Eversm. 1846 und *Sc. oculata* Mats. 1911 (= *Sc. pseudounifasciata* Betr. 1935). Die Gruppe kommt bis nach China und Japan vor. Wir betrachten nun die Nordgrenze in Europa. In Frankreich liegen alle nördlichsten Fundorte der Seine entlang. Hier schließen sich die Fundorte des schweizerischen Rhône-tales an. In der Schweiz findet man die Wespe weiterhin nur südlich der Alpen (Bellinzona). In den Alpen zwischen Frankreich und Italien ist sie auch nicht gefunden worden. In Italien und Tirol ist sicherlich die Alpenkette die nördliche Grenze. Wo die westliche Grenze in Österreich, in welchem Land der typische Fundort liegen muß, liegt, ist noch unbekannt. In der Tschechoslowakei kommt das Tier auch vor. Ich besitze von dort nur wenige genaue Fundortsangaben. Die Verbreitungsgrenze verläuft in Deutschland nach Norden: Zwickau, Halle, Fürstenberg, Sootzen. Alles Fundorte aus Ostdeutschland. Ob die Fundortangabe Bamberg in Westdeutschland zuverlässig ist, müssen nähere Untersuchungen ergeben. Nun kommt das Auffälligste. Auch in Südnorwegen und Schweden ist *Sc. hirta* an verschiedenen Stellen nachgewiesen worden. Die Fundorte der Karte sind die in einer Publikation des Doktor Ander erwähnten. Dieser hat mir die Belegexemplare 1948 in Lund gezeigt. Wo die nördliche Grenze in Rußland verläuft, ist ganz unbekannt.

Die Wespe kommt also nicht in Dänemark, Holland, Belgien und Nordfrankreich, England und Irland vor. Sie kann dort nicht übersehen worden sein, weil es ein auffallendes Tier ist von ungefähr zwei Zentimeter Länge mit schwarzen Flügeln.

Wie soll man nun diese eigenartige Verbreitung erklären? Mit Hilfe des Handbuches der Klimatologie von Hann, und dank der freundlichen Informationen von Dr. ten Cate vom Niederländischen Meteorologischen Institut, konnte vielleicht eine

DELFA GUIGLIA: Su due specie di Fabricius appartenenti al gen. *Meria* Illiger

Fig. 2. Armatura genitale del di *Meria cylindrica*
Fabr.



Fig. 1. Armatura genitale del di *Meria tri-*
punctata Rossi.



Fig. 3. Armatura genitale del di *Meria volvulus*
Fabr.

Verbreitung von: *SCOLIA HIRTA* (Schr. 1781)

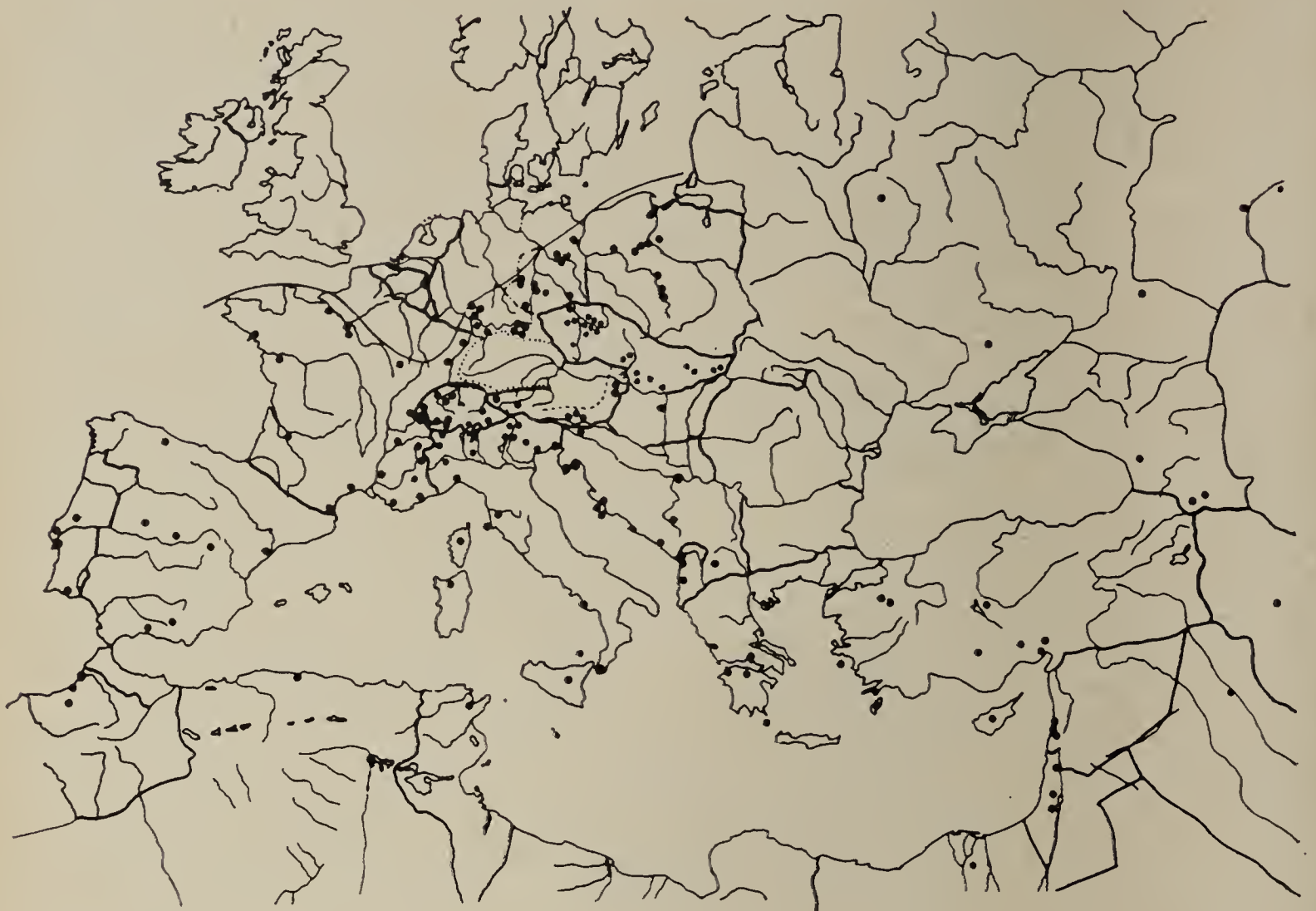
teilweise Erklärung gefunden worden sein, die jedoch noch weiter ausgebaut werden muß, und zwar auch in Verbindung mit der Verbreitung der *Sc. sexmaculata*. Die Imago fliegt in Zentraleuropa meistens im Juli. Wenn man nun die mittleren Juli-Temperaturen studiert und die Juli-Isotherme von 18°C betrachtet, dann findet man, daß alle Fundorte innerhalb dieser Isotherme liegen. Zuerst hatte ich gefürchtet, daß dies für Norwegen und Schweden nicht stimmen könnte, jedoch Dr. ten Cate hat mir mitgeteilt, daß in Oslo die mittlere Julitemperatur oberhalb 18°C liegt. Infolge der geschützten Lage am Südsüdhang des Gebirges sind die Temperaturen dort so hoch. Es ist deshalb nicht erstaunlich, daß auch an anderen Stellen Südnorwegens und Schwedens Orte gefunden werden können mit derartigen hohen Julitemperaturen.

Was uns jedoch erstaunt, ist die Tatsache, daß diese Wespe nicht in der Nordschweiz und ins Oberrheinische Tiefland eingedrungen ist, wo mittlere Julitemperaturen oberhalb 18°C (Basel, Zürich, Karlsruhe, Stuttgart, Frankfurt) vorherrschen.

Verbreitung der *Scolia sexmaculata*

Diese Art ist weiter verbreitet als *Scolia hirta*. Sie hat jedoch in Nordwesteuropa eine ähnliche Verbreitung. *Sc. sexmaculata* findet man viel südlicher. Sie ist in Palästina gemein und ist auch aus Ägypten bekannt. Aus Tripolis und Tunis habe ich sie noch nicht erhalten. In Marokko scheint sie nicht selten zu sein. Im Osten geht sie bis nach Turkestan und in Pakistan ist sie durch eine verwandte Art vertreten. Im Gegensatz zu der *Sc. hirta* bildet diese Art geographische Rassen. Diese sind jedoch nur ungenügend studiert worden, sodaß ich mich hierüber nur sehr kurz fassen werde. Der typische Fundort ist Turin. Die deutsche und auch die meisten schweizerischen Exemplaren gehören zur Unterart *violacea* Panzer 1799 nov. status, und die spanische und vielleicht auch die südfranzösischen gehören zur Unterart *biguttata* Fabr. 1787

Verbreitung von: *SCOLIA SEXMACULATA* (O.F. Müller 1766)
(= *Sc. quadripunctata* Fabr. 1775)



(= *hispanica* Betr. 1935 = *fabricii* Betr. 1935 nov. syn.). Es gibt weiter noch eine beschriebene Unterart *consobrina* Betr. 1835 aus Cypern und den Ionischen Inseln. Wir werden nun die nördliche Grenze in Westeuropa betrachten. Wiederum bildet in Frankreich die Seine die nördliche Grenze, weiter nordöstlich kennt man Fundorte aus Gray, Kolmar, Straßburg, Wiesbaden, Mühlhausen in Thüringen, Buckau, Eberswalde und Danzig. In Skandinavien ist diese Art nicht gefunden worden. Sie fehlt also in ganz Nordwesteuropa. Nach den Angaben des Museums in München fehlt sie auf dem Bayerischen Hochplateau. Wie die Verbreitung in Österreich ist, ist noch unbekannt. In Tirol kommt sie vielleicht in Innsbruck und St. Anton vor. Ihre Verbreitung in der Tschechoslowakei ist mir unbekannt. Ich habe nur vage Angaben, sichere Fundorte sind selten.

Supplementäre Bemerkung

Seitens dem Kongresse habe ich die Sammlung Scoliid des Zoologischen Museums in Wien durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Dr. M. Fischer studieren können. Die neuen Fundorte sind noch auf der Verbreitungskarte eingetragen worden. Es ist deutlich, daß nur in den niedrigsten Teilen Österreichs und in den Flußtälern in den Gebirgen die Scolien vorkommen.

Herr Dr. Z. Bouček des Zoologischen National Museums in Prag war so bereitwillig und freundlich, mich nach dem Kongreß ausführlich zu informieren über die Verbreitung der *Scolia hirta* und der *Scolia sexmaculata* in der Tschechoslowakei. Auch in diesem Lande kommen die Scolien hauptsächlich den Flüssen entlang vor. Sie leben, wie aus der Vegetationskarte hervorgeht, meistens auf Sandboden des pannonischen Florengebietes. Die neuen Fundorte sind noch auf den Verbreitungskarten eingetragen.

ÜBER TAXONOMIE UND EVOLUTION DER GRABWESPENGATTUNG *SCELIPHRON* KLUG (Hymenoptera, Sphecidae)

Dr. J. van der VECHT

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden

Im Jahre 1918 erschien von der Hand des bekannten Wiener Hymenopterologen Franz Friedrich Kohl der vierte und letzte Teil seiner Studien über die Grabwespengruppe der *Sphecinae*.

Diese Arbeit, eine Monographie der Gattung *Sceliphron* Klug, behandelt in der von Kohl bekannten vortrefflichen Weise ungefähr 60 Arten, die über alle Weltteile verbreitet sind, aber hauptsächlich in den Tropen und Subtropen der alten Welt vorkommen. Die *Sceliphron* sind wegen ihrer interessanten Lebensweise und oft zahlreichem Vorkommen in der Nähe der menschlichen Wohnungen von vielen Naturfreunden beobachtet und studiert geworden. Die meist auffallenden Arten bauen Zellgruppen, welche mit Lehm zu einem Nestklumpen vereinigt werden; als Larvenfutter werden sehr verschiedene Arten von Spinnen eingetragen.

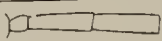
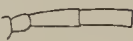
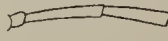
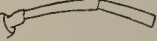
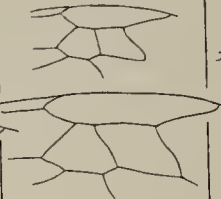
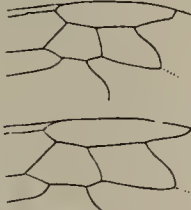
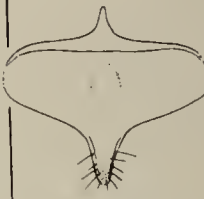
Seit dem Erscheinen der Kohlschen Arbeit haben sich wiederum viele Untersucher mit dem Studium einzelner Arten oder der Arten einzelner Faunengebiete beschäftigt. Es ist daher begreiflich, daß jetzt, nach mehr als vierzig Jahren, eine neue Zusammenfassung unserer Kenntnisse dieser Wespen erwünscht ist.

Als ich mich in den letzten Jahren mit dem Studium dieser Wespen beschäftigte, habe ich mich besonders um die Frage der Evolution dieser Gruppe bemüht. Wir haben nur einige unsichere Angaben über fossile *Sceliphron* und sind deshalb auf das Studium der Morphologie, Verbreitung und Lebensweise der rezenten Formen angewiesen. Selbstverständlich kann hier nur eine sehr kurze Zusammenfassung der vorhandenen Daten aus diesen Gebieten gegeben werden.

Morphologie

Auf Grund der morphologischen Merkmale unterschied Kohl drei Untergattungen: *Chalybion* mit 23 meist metallisch blau, grünlichblau oder violettblau gefärbten Arten ohne gelbe Zeichnung, *Pelopoeus* (richtig: *Sceliphron* s. str.) mit ungefähr 30 Arten mit schwarzem, sehr oft gelb gezeichnetem Körper, und *Hemichalybion*, eine nur fünf Arten umfassende Gruppe, die als Übergang von *Chalybion* zur Untergattung *Sceliphron* betrachtet wurde. Ich habe diese Einteilung beibehalten, zerlege aber die Untergattung *Sceliphron* in drei Artengruppen, die nach den erstbeschriebenen Arten *coromandelicum*-, *madraspatanum*- und *spirifex*-Gruppe benannt werden. Weiter glaube ich, das in Südeuropa und Südwestasien vorkommende *Sc. femoratum* (F.), obgleich es metallisch blau gefärbt ist, nicht in *Chalybion* behalten zu können; ich betrachte es als ein zwar etwas isoliert stehendes Mitglied der Untergattung *Hemichalybion*. Die übrigen *Hemichalybion*-Arten sind gelb gezeichnet, aber die dunklen Körperteile sind oft mehr oder weniger deutlich metallisch gefärbt.

Zu der beigegebenen Übersicht einiger wichtiger Charaktere der also erhaltenen fünf Artengruppen (Fig. 1) ist folgendes zu bemerken. *Chalybion* und *Hemichalybion* unterscheiden sich von *Sceliphron* s. str. in der Länge des dritten Fühlergliedes, welches ausnahmslos ungefähr ebenso lang ist wie das vierte; bei letzterem ist es immer deutlich länger. Bei den Weibchen von *Chalybion* hat der Vorderrand des Kopfschildes drei oder fünf Lappenzähnen; ich kenne nur eine afrikanische Art, bei der der Vorderrand in der Mitte eingeschnitten ist. Bei *Hemichalybion* ist der Kopfschild vorne abgestutzt oder, bald etwas stumpfeckig, abgerundet; nur die allgemeinste afrikanische Art, *Sc. eckloni*, zeigt hier einen leichten medianen Einschnitt. Bei den Weibchen der Untergattung *Sceliphron* hat der Clypeus völlig konstant vorne zwei abgerundete Lappenzähnen. Während die Männchen aller Arten einfache Oberkiefer haben, kann bei den

	Chalybion	Hemi-chalybion	Sceliphron		
			cor.	madr.	spir.
Arten	25	5	12	12	8
Verbreitung	Cosmop.	Alte Welt	Alte Welt	Cosmop.	Cosmop.
Antenne					
Clypeus ♀					
Mandibel ♀					
Flügel					
Coxa III					
$\frac{\text{Petiolus}}{\text{Metotarsus III}}$	0.9 - 1.2	0.6 - 1.3	1.3 - 1.7	1.6 - 2.1	1.4 - 1.8
Sternit 4 mit Filz	±	+	-	-	-
Endtergit ♂					
Endsternit ♂					
Metallisch	+ (1-)	+ (-)	-	-	-
Gelb gezeichnet	-	1-4 +	+	+	+

Figur 1.

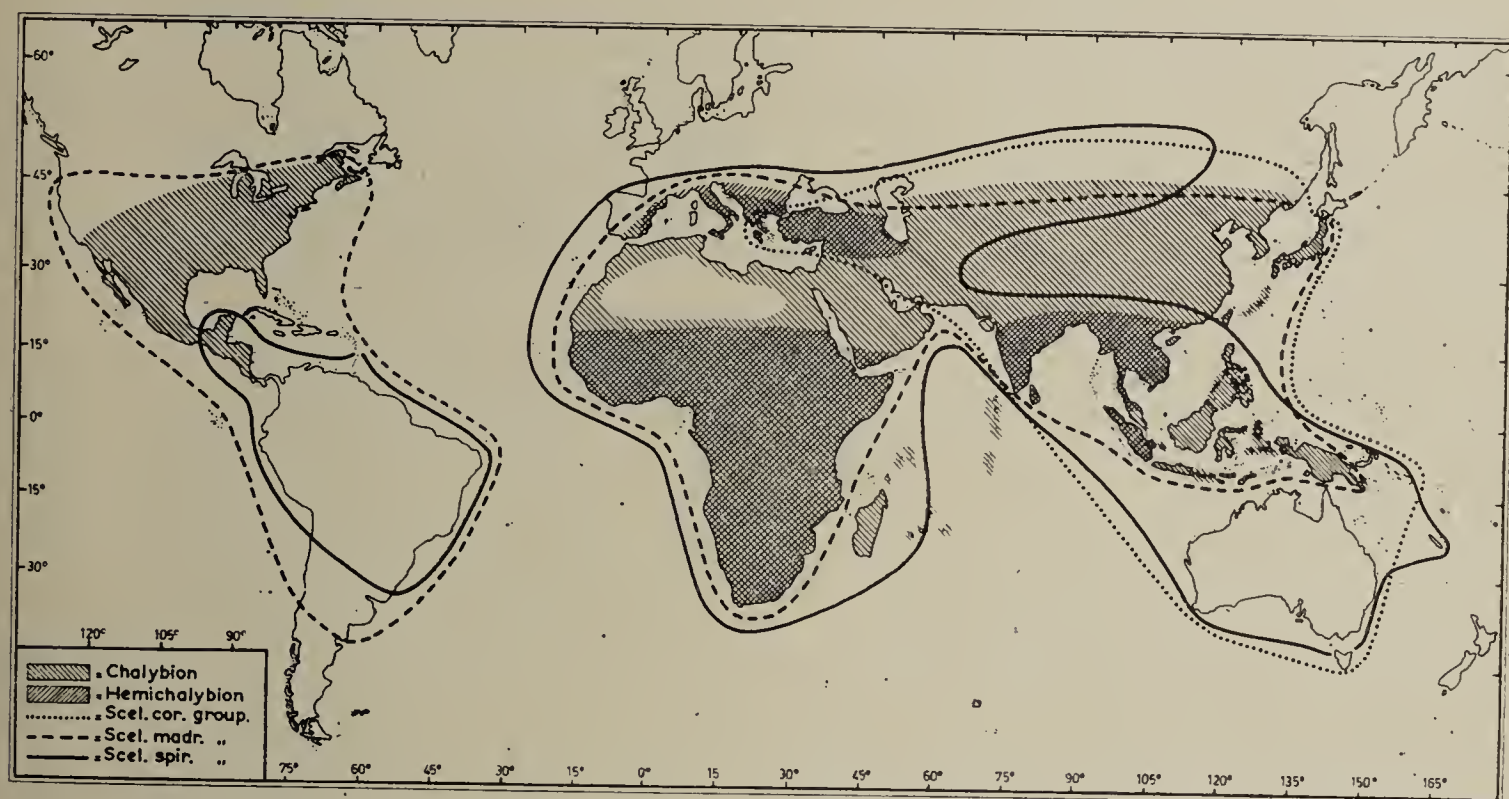
Weibchen ein Zahn am Innenrande vorhanden sein. Das ist der Fall bei den meisten *Chalybion*-Arten, bei allen Arten der *madraspatanum*-Gruppe und bei einer Art der *spirifex*-Gruppe, *Sc. arabs* Lep. (= *caucasicum* Kohl), die somit den Übergang von der *madraspatanum*- zu dieser Gruppe vermittelt. Die zweite Unterrandzelle ist vorne meist schmaler als die dritte, aber bei der ersten und zweiten *Sceliphron*-Gruppe ist sie wohl immer deutlich breiter. Die Hinterhüften sind gewöhnlich abgerundet, aber bei den Arten der letzten Gruppe sind sie an der Außenseite höckerartig aufgetrieben. Die Länge des Hinterleibsstieles variiert beträchtlich bei *Chalybion* und *Hemichalybion*, ist aber dort im Vergleich zum ersten Fußglied der Hinterbeine doch fast immer kürzer als bei den übrigen Arten.

Das bisher unbeachtet gebliebene Endtergit des Männchens zeigt ein interessantes Merkmal: es trägt ein Paar Anhänge, die sogenannten Pygostyle, bei *Chalybion*, *Hemichalybion* und bei der ersten *Sceliphron*-Gruppe; diese Anhänge fehlen aber bei den zwei übrigen Gruppen. Das Endsternit ist bei den Männchen von *Chalybion* und *Hemichalybion* mehr oder weniger zugespitzt, aber bei *Sceliphron* s. str. immer abgerundet.

Die vergleichende Untersuchung der männlichen Geschlechtsorgane hat die hier gegebene Einteilung im allgemeinen bestätigt. Besonders auffallend ist, daß der Aedeagus bei *Chalybion*, *Hemichalybion* und der *coromandelicum*-Gruppe am Ende abgerundet und unten mit einer Reihe von kleinen Zähnchen besetzt ist; dagegen ist der Aedeagus bei den übrigen Arten am Ende seitlich in eine Spitze ausgezogen und es fehlen (soweit bekannt) mit einer einzigen Ausnahme die Zähnchen an der Unterseite. Es ist wichtig, zu bemerken, daß diese Ausnahme die oben genannte Zwischenform *Sc. arabs* betrifft.

Geographische Verbreitung

Chalybion und die *madraspatanum*- und *spirifex*-Gruppen sind kosmopolitisch verbreitet; dagegen kennt man *Hemichalybion* und die *coromandelicum*-Gruppe nur aus der alten Welt. *Hemichalybion* scheint hier jetzt in drei getrennten Arealen vorzukommen; die *coromandelicum*-Gruppe ist fast auf Asien und Australien beschränkt. Die Gattung ist somit am reichsten vertreten in gewissen Teilen der orientalischen Region. Die Verbreitung der einzelnen Arten zeigt große Variation. Einige Arten sind sehr häufig und weit verbreitet; so kennt man z. B. die gemeine Art *Sc. spirifex* Linné von Südeuropa und ganz Afrika; das mediterrane *Sc. destillatorium* geht in Asien noch sehr weit ostwärts; andere Arten sind mehr oder weniger lokal und selten. Es scheint fraglich, ob irgendwo mehr als zwei Arten ein und derselben Gruppe vorkommen.



Figur 2.

Lebensweise

In seiner Zusammenfassung der vorhandenen Angaben über die Lebensweise dieser Wespen hat Kohl damals den Schluß gezogen, daß der Nestbau bei allen *Sceliphron* überall ungefähr gleich ist. Er betrachtete den Bau freier Zellen aus Lehm oder Ton als die Regel und schrieb, daß nur in seltenen Fällen keine Zellen gebaut, sondern geeignete Löcher als Brutplätze benützt und mit Lehm verdeckelt werden. Letztere Bauweise war vordem von Gobind Ram Dutt (1912) bei *Chalybion bengalense* beobachtet worden, welche Art in Indien in verlassenen Zellen von *Sceliphron madraspatanum* nistet. Es war Kohl auch bekannt, daß das afrikanische *Chalybion laevigatum* nach Gueinzus in Rohrstengeln nistet. Doch war er aber überzeugt, daß die Lebensart von *Ch. bengalense* „nicht für die ganze *Chalybion*-Gruppe zu gelten hat“. Das liegt wohl

besonders daran, daß er den Peckhamschen Ausführungen über die Bautätigkeit des nordamerikanischen *Chalybion californicum* zu großes Vertrauen schenkte. Die Peckhams machten keinen Unterschied zwischen den Baufähigkeiten dieses *Chalybions* und denen des *Sceliphron caementarium*, welche sie an den gleichen Nestern tätig fanden. Seitdem hat Rau aber gezeigt, daß die Mitteilungen der Peckhams in diesem Punkte irreführend sind. Nach Rau ist *Chalybion californicum* kein Maurer, sondern nur ein Bewohner der von *Sceliphron caementarium* gebauten Nester (letztere Art gehört zu der *madraspatanum*-Gruppe). Die Art beschränkt sich dabei nicht auf leere Nester, sondern sie öffnet auch schon geschlossene Zellen durch Befeuchtung des Lehms, beseitigt die vorhandenen Spinnen und trägt dann die von ihr selbst gefangenen Spinnen ein. Rau hielt es für wahrscheinlich, daß dieser *Chalybion* die Fähigkeit zum Bauen von Zellen verloren hat und sich jetzt im Übergangszustand zum Parasitismus befindet; diese Auffassung schließt also an die Meinung von Kohl an, daß es sich bei *Chalybion bengalense* um einen besonderen Fall von Wandlung des Bautriebes handelt.

Diese Ansichten werden aber von anderen Beobachtern nicht unterstützt (Bordage, 1912; Friederichs, 1918; Iwata, 1939; Yamamoto, 1942). Meiner Meinung nach können wir jetzt annehmen, daß der Gebrauch von vorhandenen Hohlräumen eine allgemeine Eigenschaft der *Chalybion*-Arten ist. Das merkwürdige Benehmen des nordamerikanischen *Ch. californicum* muß dann als eine besondere Anpassung an das Zusammenleben mit *Sceliphron caementarium* betrachtet werden, wobei anfänglich nur dessen leere Nester bezogen wurden. Es kann hier also nicht von einer Wandlung des Maurertriebes gesprochen werden.

Über die Lebensweise der *Hemichalybion*-Arten ist leider fast nichts mit Sicherheit bekannt. Dagegen sind viele Arten der Untergattung *Sceliphron* in allen Weltteilen beim Nestbau beobachtet worden. Von diesen Tieren kann gesagt werden, daß sie ohne Ausnahme Maurer sind und Zellen aus feuchtem Lehm bauen, manchmal auch aus frischem Kuhdünger.

Es bestehen einige bisher wenig beachtete Unterschiede zwischen der Bauweise der Arten der *coromandelicum*-Gruppe und derjenigen der übrigen *Sceliphron*. Soviel bis jetzt bekannt geworden ist, verfertigen die ersteren einzelne Zellen, welche an geschützten Stellen in kurzem Abstände voneinander auf die Unterlage geklebt werden. Die Arten der übrigen *Sceliphron*-Gruppen bauen ihre Zellen fest aneinander, in der Regel in zwei oder mehr Schichten, und bedecken schließlich die so entstandene Zellgruppe mit einer Erdkruste, so daß ein oft wenig regelmäßig geformter Nestklumpen entsteht. Der Bau solcher Nester ist von verschiedenen Autoren studiert worden. Die Entwicklung eines Nestes des südamerikanischen *Sc. figulum* Dahlb. wurde z. B. beschrieben von Bruch (1930); die Nester des palaearktischen *Sc. destillatorium* sind besonders durch die Untersuchungen von Rotarides (1934) in Ungarn und von Mazek-Fialla (1936) am Neusiedlersee bei Wien bekannt geworden.

Während also der Nestbau bei den verschiedenen Gruppen erhebliche Unterschiede zeigt, ist von Spezialisierung bei der Auswahl der Beutetiere wenig zu bemerken. Das Larvenfutter aller untersuchten *Sceliphron* besteht aus Spinnen von sehr verschiedener Art und Größe; es ist aber möglich, daß gewisse seltene und bis jetzt nicht untersuchte Arten in dieser Hinsicht mehr auf bestimmte Beutetiere spezialisiert sind als die besser bekannten häufigen Arten.

Evolution

Versuchen wir jetzt durch Verknüpfung der vorhandenen Daten etwas über die Evolution dieser Gattung zu sagen, so können wir davon ausgehen, daß man bei den rezenten Arten drei deutlich unterschiedene Stufen der Brutfürsorge erkennen kann, und zwar: 1. Anlage von Zellen in vorhandenen Hohlräumen, 2. Bau von isolierten

Lehmzellen, und 3. Bau von kompakten mehrzelligen Lehmnestern. Diese Stufen werden von morphologisch unterscheidbaren Artengruppen vertreten, nämlich:

1. *Chalybion*, 2. die *coromandelicum*-Gruppe, und 3. die *madraspatanum*- und *spirifex*-Gruppen zusammen. Es liegt auf der Hand, anzunehmen, daß diese Stufen im Laufe der Zeit in der genannten Folge erreicht wurden. Auf dieser Basis kann das folgende Bild entworfen werden.

Die hypothetische Urform der Sceliphrone hat sich von ihren *Sphex*-ähnlichen, im Boden nistenden Verwandten sowohl durch Anpassung an oberirdische Hohlräume als Nistplätze, als auch durch Spezialisierung auf Spinnen als Beutetiere, abgetrennt. Es war wahrscheinlich ein metallisch gefärbtes Insekt, mit einfachem Kopfschild, kurzem Hinterleibsstiel und vorne verschmälelter zweiter Unterrandzelle; das Männchen hatte Pygostyle am Endtergit und einen mit Zähnchen bewehrten Aedeagus. Das Nest wurde in Pflanzenstengeln oder in Bohrlöchern in Holz angelegt. Die rezenten *Chalybion*-Arten sind relativ wenig veränderte Nachkommen dieser Urform; als besondere Spezialisierung kann der drei- oder fünfzählige Kopfschildvorderrand betrachtet werden, welcher nur bei dieser Gruppe vorkommt. Diese Tiere sind zum Teil seltene Bewohner des tropischen Urwaldes, aber besonders der Gebrauch von Mauerritzen und von Lehmnestern anderer Wespen hat gewisse Arten in die Lage versetzt, in weniger bewaldete Gegenden vorzudringen und in den heutigen Kultursteppe zu leben.

Von der *Chalybion*-ähnlichen Vorfahrenform hat sich eine Art abgetrennt, als deren direkte Nachkommen wir die Arten der *coromandelicum*-Gruppe betrachten können. Eine wichtige Verbesserung der Baufähigkeit, die Herstellung vollständiger Lehmzellen, wurde von morphologischen Veränderungen begleitet: Verlängerung des dritten Fühlergliedes, Entstehung des zweilappigen Kopfschildvorderrandes, Verlängerung des Hinterleibsstieles, Veränderung des Flügelgeäders, und Auftreten gelber Pigmente. Tiere mit diesen Merkmalen haben jetzt eine ziemlich beschränkte Verbreitung; wo sie vorkommen, sind sie im allgemeinen selten. Es ist sehr gut möglich, daß sie früher einmal viel häufiger und weiter verbreitet gewesen sind und jetzt eine aussterbende Gruppe darstellen.

Denn aus den Ahnen dieser *coromandelicum*-Gruppe hat sich eine Form abgespalten, die ihren Verwandten auf dem Gebiete der Brutfürsorge weit überlegen war. Sie lernte nämlich Nester zu bauen, worin die Jugendstadien besser gegen schädliche Außeneinflüsse, wie ungünstiges Wetter und Parasiten, geschützt waren. Die Nachkommen dieser Tiere, die Arten der *madraspatanum*- und *spirifex*-Gruppen, sind die aktivsten und dominantesten Sceliphrone der Welt; man kann sie fast überall finden, wo nur genügend Spinnen sind und wo der Sommer lange und warm genug ist. Sie haben sich über alle Weltteile verbreitet, erreichten Amerika wahrscheinlich in einer wärmeren Periode von Ostasien aus, und erobern auch jetzt noch immer neues Land, wenn sie mit Schiffen oder Flugzeugen nach den bisher unerreichbar gewesenen ozeanischen Inseln transportiert werden. Das amerikanische *Sc. caementarium* ist auf diese Weise in rezenter Zeit via Hawaii und verschiedene andere pazifische Inselgruppen bis nach Neu-Kaledonien vorgedrungen und hat sich sogar den letzten Weltkrieg zu Nutzen gemacht, um mit den amerikanischen Truppen nach Japan zu kommen, wo die Art jetzt in der Umgebung von Tokyo, Yokohama und Osaka vorkommt (nach brieflicher Mitteilung von Iwata). In morphologischer Hinsicht stehen diese Arten der *coromandelicum*-Gruppe nahe; sie unterscheiden sich aber durch den Verlust der Pygostyle des Endtergits des Männchens und durch besondere Veränderungen der männlichen Genitalien; das südwestasiatische *Sc. arabs* Lep. bildet hier, wie schon gesagt, den Übergang.

Es kommt mir vor, daß das hier gegebene Schema der Evolution der Sceliphrone sowohl mit den bis jetzt bekannten morphologischen als auch mit den ökologischen und geographischen Tatsachen in Einklang steht und deshalb als Basis für weitere Untersuchungen dienen kann. In diesem Zusammenhang verdienen die folgenden zwei Fragen besondere Beachtung.

Erstens wird es aufgefallen sein, daß ich die Veränderungen der Mandibelform außer Betracht gelassen habe. Ich kann nämlich nicht entscheiden, ob wir uns die Mandibeln der frühesten Sceliphrone als bezahnt oder als einfach vorstellen müssen. Im ersten Fall sollte der Mandibelzahn bei Arten von vier verschiedenen Gruppen unabhängig reduziert worden sein, im zweiten Fall müßten wir annehmen, daß der Zahn sich bei der Mehrzahl der Chalybione, bei der *madraspatanum*-Gruppe und bei *Sc. arabs* Lep. unabhängig entwickelt hat. Es fällt schwer, zu sagen, was wahrscheinlicher ist, besonders deshalb, weil wir keine Anhaltspunkte über die Funktion des Zahnes haben.

Die zweite Frage gilt der Lebensweise der *Hemichalybion*-Arten. Morphologisch stehen diese Tiere der hypothetischen Urform unseres Schemas offenbar ganz nahe; die Form des Kopfschildes ist anscheinend noch primitiver als bei den verwandten Chalybionen. Als einziges nicht primitives Merkmal finden wir bei den tropischen Hemichalybionen (zwei ziemlich häufige afrikanische und zwei seltene orientalische Arten) die gelbe Zeichnung des Hinterleibsstieles und der Beine, wodurch die Tiere bei oberflächlicher Betrachtung gewissen sympatrischen Arten der Untergattung *Sceliphron* sehr ähnlich sind.

Müssen wir nun hieraus schließen, daß diese Tiere auch in ihrer Lebensweise noch primitiv sind und zum Beispiel in vorhandenen Hohlräumen nisten? Das könnte wohl für die weniger allgemeine der afrikanischen Arten, *Sc. clypeatum* (Fairm.) (= *Sc. brachystyle* Kohl) zutreffen, denn nach einer Notiz im Pariser Museum ist diese Art ein „commensal des nids de la moyenne *Synagris*“. Über die häufiger vorkommende Art, *Sc. eckloni* (Dahlb.), schrieb mir aber Dr. Arnold, daß sie ebenso wie *Sc. spirifex* in die Häuser kommt und Lehmester baut. Leider liegen keine näheren Angaben über den Nestbau vor. Falls die Mitteilung Arnolds richtig ist, würde das bedeuten, daß innerhalb der Untergattung *Hemichalybion* eine Entwicklung der Baufähigkeit stattgefunden hat, welche derjenigen der Untergattung *Sceliphron* ähnlich ist, ohne aber von den dort aufgetretenen morphologischen Veränderungen begleitet zu sein. Es scheint mir aber, daß wir dies nicht annehmen dürfen, solange die Lebensweise der Hemichalybione nicht genau untersucht worden ist.

LITERATUR

- BORDAGE, E., 1912. Notes Biologiques recueillies à l'île de la Réunion. — Bull. Scient. de la France et de la Belgique, 7^e série, vol. 46, pp. 29—92, 2 pls. — BRUCH, C., 1930. Nidificación de „*Sceliphron figulus*“ (Dahlb.) D. T. y observaciones biológicas sobre esta especie. — An. Soc. Cient. Argentina, vol. 110, pp. 367—386, 4 pls. — DUTT, Gobind Ram, 1912. Life-histories of Indian Insects, IV. (Hymenoptera). — Mem. Dept. Agric. India, Ent. Ser., vol. 4, no. 4, pp. 183—267, 4 pls. — FRIEDERICHS K., 1918. Beobachtungen über einige solitäre Wespen in Madagaskar. — Mitt. Zool. Mus. Berlin, vol. 9, pp. 29—44, 2 pls. — IWATA, K., 1939. Habits of some Solitary Wasps in Formosa (IV). — Trans. Nat. Hist. Soc. Formosa, vol. 29, pp. 161—178. — KOHL, F. F., 1918. Die natürliche Gattung *Sceliphron* Klug (Pelopoeus Latr.). — Ann. Naturh. Hofmus. Wien, vol. 32, pp. 1—171, 81 figs. — MAZEK-FIALLA, K., 1936. Angaben zur Lebensweise von *Sceliphron destillatorium* Illig. am Neusiedlersee, mit besonderer Berücksichtigung des Nestbaues. — Zeitschr. wiss. Zool., vol. 148, pp. 298—308, 14 figs. — RAU, Phil, 1928. The nesting habits of the wasp, *Chalybion caeruleum*. — Annals Ent. Soc. Am., vol. 21, pp. 25—35, 3 figs. — YAMAMOTO, D., 1942. Habits of *Sceliphron (Chalybion) inflexum* Sickmann. — Kontyu, vol. 16, pp. 69—75, 3 figs.

THE PARASITES OF PSYLLIDAE —

2. *Parapsyllaephagus adulticolus* gen. et sp. nov., the first hymenopterous parasite of an adult psyllid (Homoptera)

D. M. ROBINSON

Empire Cotton Growing Corporation, Cotton Research Station, Namulonge, Uganda

Manuskript nicht eingegangen

ABSTRACT

The first hymenopterous parasite of adult psyllids, *Parapsyllaephagus adulticolus* gen. et sp. nov. (*Chalcididae* : *Encyrtinae*) is described from *Psylla melanoneura* Förster in the North East of England. The parasite has also been obtained from *Psylla subferrugenea* Edwards. The new genus is characterised by a number of concurrent morphological structures, outstanding amongst which is the presence of a distinct poststigmatal vein on the forewing, such that the stigmatal vein leaves the submarginal vein some distance before the costal margin.

COLOR CONVERGENCE IN SOME NEARCTIC PSAMMOCHARID WASPS

H. TOWNES

Manuskript nicht eingegangen

SEKTION If

ARACHNOIDEA

VARIATION AVEC L'ÂGE DES CARACTÈRES UTILISÉS POUR LA SYSTÉMATIQUE DES SOLIFUGES

JEAN B. PANOUSE, Rabat

Les coupures systématiques actuellement en usage dans l'ordre des Solifuges sont dues en très grande partie au professeur Roewer qui dans son travail de 1932—1934 construisit un système capable de contenir toutes les formes décrites à cette époque. Roewer avait examiné pour cela un énorme matériel et notamment presque tous les types décrits, si bien qu'il put établir un système homogène, créant de nombreux genres nouveaux et aussi beaucoup d'espèces.

Le savant allemand a très clairement exposé (loc. cit., pp. 262 et suiv.) les critères sur lesquels il base ses coupures. Ce sont notamment, pour les sous-familles, le nombre des articles tarsaux des pattes II à IV et la structure du flagelle. Pour les genres, c'est à peu près uniquement sur la spinulation tarsale que s'appuie Roewer. Enfin les espèces sont distinguées grâce à la denture des chélicères, à la forme particulière du flagelle, à la présence de cténidies et de bacilli sur diverses parties du corps, accessoirement grâce à la coloration. L'ensemble ainsi créé par un auteur dont on ne peut discuter la compétence, constitue — pour longtemps encore — la base de la systématique de l'ordre.

Pourtant les spécialistes du groupe des Solifuges s'aperçurent à l'usage que le travail de Roewer était souvent d'une utilisation peu commode notamment en ce qui concerne le classement générique. La spinulation tarsale est quelquefois extrêmement difficile à distinguer (famille des *Rhagodidae* par exemple [Lawrence, 1956]); de plus elle n'a pas toujours la constance qui serait souhaitable (Lawrence, loc. cit.; Panouse, 1951). Il en résulte des incertitudes quant à la position systématique des spécimens examinés et dans certains cas les genres créés par Roewer ont dû être remis en synonymie, car l'application stricte des principes proposés conduirait dans certains cas à des absurdités ou à une prolifération inconsidérée du nombre déjà trop élevé des genres.

Le moment semble venu d'étudier d'une manière plus précise et sur un matériel abondant et représentatif la valeur des divers caractères utilisés par Roewer en systématique.

Le présent travail a ainsi simplement pour but d'étudier, à l'intérieur d'une population de Solifuges bien délimitée, la variation de quelques-uns de ces caractères. Il a été rendu possible par l'envoi d'un certain nombre de spécimens (à divers stades) d'une espèce de *Galeodidae* sabulicole: *Othoes saharae* Panouse 1960, capturés à Beni Abbès (Algérie) par Claude Junqua. Les individus examinés comprennent 6 mâles, 7 femelles et 19 jeunes. Il convient de remarquer que, d'après les observations non encore publiées de Junqua, les adultes ne sont pas forcément au même stade.

Nombre d'articles des tarsi. Il est constant ce qui s'accorde avec les observations de tous les auteurs. Il faut cependant noter que dans certaines familles (*Daesiidae* par exemple) l'annulation des tarsi n'est pas toujours très apparente et ne correspond peut-être pas à l'existence d'articles vrais, possédant une musculature propre; des études anatomiques seraient souhaitables dans ce cas.

Structure du flagelle. Ce caractère n'est évidemment reconnaissable que chez les mâles. La forme de cet organe est très constante et montre que les *Othoes* sont des *Galeodidae* incontestables (bien que certains de leurs caractères soient aberrants). Malheureusement l'homogénéité même de ce flagelle dans la famille ne permet pas de l'utiliser pour séparer des catégories taxonomiques inférieures.

Spinulation tarsale. On peut considérer, statistiquement, qu'elle s'énonce de la manière suivante:

	Notation de Røwer	Notation de Panouse (Panouse 1960 b)	
P II	1.1.2.2.2/2	VA 5/1	VP 3/1
P III	1.1.2.2.2/2	VA 5/1	VP 3/1
P IV	2.2.2.2/2/0	VA 4/1/0	VP 4/1/0

Mais en fait, sur l'ensemble des pattes II examinées 68% correspondent à cette formule et 63% pour les pattes III. Quant aux pattes IV la proportion est plus faible encore: 53%. Ce qui est encore plus grave c'est que très peu d'individus ont toutes les pattes « normales »: la plupart ont des spinulations aberrantes à l'un ou l'autre de leurs appendices. Ainsi, parmi les 29 individus examinés qui possédaient encore toutes leurs pattes, il y en avait seulement quatre dont la formule tarsale correspondait à celle attribuée par Røwer au genre *Othoes*, et sur ces quatre, trois ne sont même pas des adultes. Ceux-ci ont le plus souvent des épines supplémentaires: par exemple VA 6/1 P 3/1 aux pattes II et III, VA 5/1/0 VP 4 ou 5/1/0 aux pattes IV.

En résumé, sur 29 spécimens utilisables,

4 sont « normaux »	soit environ 14%
8 ont 1 patte à spinulation aberrante	soit environ 28%
5 ont 2 pattes à spinulation aberrante	soit environ 17%
8 ont 3 pattes à spinulation aberrante	soit environ 28%
1 a 4 pattes à spinulation aberrante	soit environ 3%
3 ont toutes les pattes anormales	soit environ 10%

On voit combien la définition des genres par le seul critère de la formule tarsale est peu souhaitable. Dans le cas présent 10% des individus seraient ainsi impossibles à ranger dans le genre *Othoes* et plus de 30% ne pourraient l'être qu'avec doute très fort.

Les conclusions de Lawrence pour les *Rhagodidae* (1956) et les miennes propres pour les *Solpugidae* (1951) se trouvent ainsi vérifiées et étendues aux *Galeodidae*.

D'une manière générale on peut dire que la spinulation tarsale devient plus complète avec l'âge quantitativement mais aussi qualitativement. Chez les stades jeunes les épines sont minces, peu colorées, souvent difficile à distinguer des soies, alors que chez les adultes elles sont grandes, grosses et colorées, avec une base aréolée qui permet d'affirmer leur existence même lorsqu'elles sont tombées.

Denture des chélicères. C'est peut-être le caractère dont la variation avec l'âge est la plus frappante. Chez l'adulte, l'armature des chélicères comprend le plus souvent:

- au doigt fixe: 3 dents antérieures (DA)
- 2 dents intermédiaires (DI)
- 1 dent principale (DP)
- 3 dents jugales externes (DJe)
- 2 dents jugales internes (D Ji)

au doigt mobile: 1 dent antérieure (DA)
 2 dents intermédiaires (DI)
 1 dent principale (DP)

Mais cette denture est loin d'être constante: chez les jeunes individus de moins d'un centimètre de long, la formule dentaire ne comprend jamais plus de:

$$\begin{array}{lcl} \text{doigt fixe} & \left\{ \begin{array}{l} 2 \text{ DA} \\ 0 \text{ DI} \\ 1 \text{ DP} \\ 3 \text{ DJe} \\ 2 \text{ DJi} \end{array} \right. & \text{doigt mobile} \left\{ \begin{array}{l} 1 \text{ DA} \\ 0 \text{ DI} \\ 1 \text{ DP} \end{array} \right. \end{array}$$

La denture se complète au doigt fixe dès que les *Othoes saharae* atteignent 12 à 13 mm, mais ces spécimens n'ont encore qu'une DI au doigt mobile et ce n'est que plus tard qu'ils acquerront la formule « typique ».

Cette dernière se trouve d'ailleurs dépassée chez certains grands individus (des femelles en général) où, tant au doigt mobile qu'au doigt fixe, on voit apparaître, sous forme de granules colorés ou de petites dents, des DI supplémentaires.

Les caractères tirés de la dentition qui ont servi à séparer les différentes espèces d'*Othoes* et que, faute de mieux, j'ai encore dû utiliser dans ma diagnose d'*O. saharae* n'ont donc pas une valeur absolue. On remarquera cependant la constance des dents proximales: même les très jeunes individus ont déjà 3 DJe et 2 DJi.

C t é n i d i e s. *Othoes saharae* constitue un mauvais matériel pour étudier la variation des cténidies car même chez les adultes, celles-ci, longues et très fines, sont difficiles à distinguer du revêtement pileux de l'opisthosoma si bien qu'il est malaisé d'affirmer ou de nier leur présence. Il semble toutefois qu'elles apparaissent tôt car je crois pouvoir en distinguer chez certains individus très jeunes.

B a c i l l i. Comme les flagelles, ils ne sont présents que chez les mâles. Ils constituent donc un caractère valable pour ces derniers seulement.

C o l o r a t i o n. La coloration des *O. saharae* est très constante, chez les adultes étudiés, mais le matériel n'est pas assez abondant pour permettre une généralisation; d'ailleurs plusieurs auteurs ont remarqué des variations importantes de ce caractère dans divers groupes. Je crois cependant qu'il s'agit là comme dans le reste du règne animal, d'un caractère essentiellement particulier, certaines espèces se montrant très variables, d'autres absolument pas. Mais c'est probablement aussi un critère lié à l'âge, car les jeunes *O. saharae* examinés sont unicolores alors que les adultes ont les pédipalpes rembrunis distalement.

Cette revue des caractères couramment — et constamment — utilisés pour la systématique des Solifuges, est terriblement négative puisque tous varient avec l'âge ou n'existent que chez les mâles. On comprend ainsi Lawrence (1956) qui préfère ne donner de clés de détermination que pour les mâles, ceux-ci présentant des caractères complémentaires stables et se trouvant sensiblement tous aux mêmes stades. Malheureusement cette solution incomplète et par là même peu satisfaisante ne saurait être tenue pour définitive. Il convient donc de rechercher si d'autres caractères peut-être moins apparents mais plus constants ne pourraient être employés.

J'ai pensé utiliser dans ce but les soies sensorielles. Les Solifuges sont des animaux dont les relations avec le monde extérieur semblent surtout tactiles et ils possèdent une garniture de phanères sensoriels très importante. D'autre part dans certains groupes d'Arachnides dont la systématique est très difficile comme les Scorpions, l'étude des

trichobotries a permis d'aboutir à des résultats très satisfaisants (Vachon, 1952). Cependant chez les Solifuges l'abondance même des soies de toutes formes et de toutes longueurs, d'épines de grosseur et de coloration très variables rend leur caractérisation difficile car en pratique tous les intermédiaires existent. Les soies véritablement sensorielles, c'est à dire pourvues d'une articulation à la base, sont ainsi malaisées à distinguer des autres; elles sont facilement caduques, même sur le vivant, et leurs alvéoles basales sont alors difficiles à retrouver au milieu de la pilosité. Les Scorpions, peu velus, sont un matériel bien plus favorable à cet égard.

Quoi qu'il en soit, je me suis astreint à relever le nombre et la position de toutes les soies fines et longues sur tous les articles (à partir du fémur) de toutes les pattes des individus d'*O. saharae* en ma possession. Sans être très encourageant le résultat n'est pas complètement négatif. Certaines soies ont en effet une constance très grande puisqu'on les retrouve chez tous les spécimens étudiés, des plus jeunes aux plus grands. C'est ainsi qu'aux pattes IV le tibia porte à la face dorsale 3 soies fines et longues dont la position, absolument constante, peut-être notée DP $\frac{2}{3}$, D $\frac{1}{8}$, DA $\frac{4}{5}$ ¹ et le métatarse de cette patte IV porte deux soies DP $\frac{1}{3}$, DA $\frac{1}{2}$. Mais il n'en va pas toujours de même. Ainsi le tibia du pédipalpe porte, sur sa génératrice antérieure (un peu ventralement) deux soies A $\frac{1}{6}$ et A $\frac{7}{8}$. Ces phanères existent chez tous les individus jeunes ou adultes; mais ces derniers montrent en outre souvent A $\frac{1}{4}$, A $\frac{1}{3}$, A $\frac{1}{2}$, A $\frac{3}{4}$ que l'on chercherait en vain chez les jeunes. On voit donc que si certaines soies sensorielles peuvent être utilisées pour la taxonomie puisqu'elles paraissent constantes et indépendantes de l'âge et du sexe, il ne faut pas généraliser trop vite. Toutes les soies sensorielles ne sont pas utilisables dans ce but. Seule une étude précise — et quelque peu fastidieuse — faite sur nombre suffisant d'individus de sexe et d'âge différents pourra permettre de décider de la valeur systématique de telle ou telle soie.

Des conclusions analogues découlent de l'étude des soies rigides que je considère à priori — et peut être à tort — comme non sensorielles. Ces organes apparaissent souvent à des places très caractéristiques par exemple une soie A $\frac{3}{5}$ sur le fémur des pédipalpes est absolument constante chez *O. saharae* quels que soient le sexe et l'âge de l'individu considéré. Parfois aussi il s'agit d'alignements de soies ayant une forme et une place reconnaissables, mais qui comprennent un nombre d'éléments variable avec l'âge. Røwer a d'ailleurs utilisé des alignements de ce type: il a ainsi séparé des autres Solpuginae le groupe des genres *Oparbella* (y compris *Oparbona*), *Oparba* et *Oparbica* qui possèdent une rangée de soies épineuses postérieures (ou postéro-dorsales) au premier article du tarse II. Chez *O. saharae* on peut reconnaître la présence de séries du même type notamment aux articles basaux des pédipalpes et des pattes antérieures: ainsi le fémur de P I porte une rangée ventrale de soies raides tandis que des soies obliques en avant s'insèrent sur le génératrice antéro-dorsale. Mais il faut remarquer qu'ici la place et l'aspect général de la série comptent plus que le nombre de soies: les jeunes ne possèdent que 6 soies ventrales alors que les adultes en ont une vingtaine.

Je crois donc que l'étude détaillée de la garniture de soies, de soies épineuses et d'épines des Solifuges peut conduire à des résultats intéressants, mais il m'est encore absolument impossible de dire à quel niveau de la hiérarchie taxonomique ces caractères seront utilisables; je crains que dans certains cas, notamment pour les soies sensorielles

¹ La lettre indique la génératrice approximative d'insertion:

D = dorsale, DA = antéro-dorsale, A = antérieure, VA = antéro-ventrale, V = ventrale, VP = postéro-ventrale, P = postérieure, DP = postéro-dorsale; la fraction correspond à la distance d'insertion de la soie à partir de la base de l'article; ainsi DP $\frac{2}{3}$ signifie que la soie est postéro-dorsale et s'insère aux $\frac{2}{3}$ de l'article comptés depuis l'extrémité proximale de ce dernier.

les plus constantes (celles de P IV), cela ne permette guère de descendre au dessous du genre. D'autre part l'utilisation de ces critères impose le plus souvent un nouvel examen des types et même de tous les exemplaires de collection, car la plupart des descriptions — et notamment les diagnoses de Roewer — ne font pas mention de ces caractères. Elle ne peut d'autre part porter tous ses fruits que si on peut établir la constance des données utilisées, donc que si on dispose d'un matériel suffisant: les espèces décrites sur un ou deux exemplaires constitueront longtemps des problèmes. Il y a donc là un travail de longue haleine, aux résultats incertains. Je considère cependant qu'il est nécessaire, car de toute évidence la systématique de l'ordre de l'utilisation de caractères plus généraux que ceux actuellement en usage pour que l'on puisse classer ces animaux quels que soient leur sexe et leur âge.

DISKUSSION

KRAUS: Es ist gesagt worden, die Bacilli des Pedipalpus und das Flagellum kämen nur dem adulten ♂ zu. Deshalb werden die davon hergeleiteten Charaktere als von geringem systematischem Wert bezeichnet. Ich bin nicht dieser Meinung, wir können nicht von allen Merkmalen verlangen, daß diese für beide Geschlechter und auch noch für verschiedene Altersstadien zutreffen, so angenehm dies auch wäre. Somit müssen die ♀♀ und juvenilen Exemplare + unbestimmbar bleiben.

PANOUSE: Il est certain que les caractères du flagelle et les bacilli des mâles constituent des caractères très utiles. Ce sont même le plus visibles et les plus constants; Lawrence pour cette raison n'a donné récemment de clés de détermination que pour les mâles.

Il n'en reste pas moins qu'une systématique qui ne s'intéresserait qu'aux mâles serait bien incomplète, d'où la nécessité de rechercher d'autres caractères existant aussi chez les femelles et les jeunes.

DIE GRUNDSÄTZE DER MODERNEN WEBERKNECHTTAXONOMIE UND REVISION DES BISHERIGEN SYSTEMS DER OPILIONIDEN

Dr. Vladimír ŠILHAVÝ

Seit der Veröffentlichung der ersten Arbeiten Roewers, die den Grund zu einem tieferen Weberknechtstudium gelegt hatten, ist ein halbes Jahrhundert verflossen. Es ist eine genug lange Zeit, daß wir die Arbeit der zahlreichen Arachnologen zurück besehen, die mit Roewer an der Spitze das angefangene Werk fortsetzen. In den ersten Jahren verfolgten alle, die klassischen taxonomischen Kriterien benützend, seine Spur.

Später, bei einer tieferen Durchforschung der kleineren Gebiete erkannten viele Forscher, daß die bisher benützten klassischen Kriterien nicht mehr genügen, und bestrebten sich, neue Kriterien zu finden. Es wurde nämlich festgestellt, daß viele Arten variabel sind, daß bei den Weberknechten die Subspeziation häufiger vorkommt, als man vorausgesetzt hat. Manche Unterarten unterscheiden sich voneinander durch die Merkmale, die früher für artspezifisch, ja sogar für gattungsspezifisch gehalten wurden, und umgekehrt, viele Formen, die nach der äußeren Morphologie sehr ähnlich und nach den älteren Kriterien fast unerkennbar waren, zeigten sich als scharf begrenzte Arten.

An dieser Stelle ist es nicht möglich, die Bedeutung der einzelnen bis heute benützten taxonomischen Merkmale zu analysieren und zu werten. Ich mache nur nochmals auf ein vortreffliches taxonomisches Merkmal aufmerksam, durch welches sich auch die verwandten Formen sicher unterscheiden und umgekehrt die scheinbar verschiedenen Arten zu Unterarten und Synonyma reduzieren lassen, die Form der Kopulationsorgane der Weberknechte. Zum erstenmal benützte die Form des Penis zur Differenzialdiagnose der Weberknechte der Autor im Jahre

1938, dann, unabhängig von ihm, Lohmander im Jahre 1945. Denselben taxonomischen Wert hat auch der morphologische Bau der weiblichen Kopulationsorgane, besonders die Form der Receptacula seminis. Ihre Präparation ist zwar schwieriger, aber in manchen Fällen unvermeidlich. Sie wurde bis jetzt nur in den Arbeiten des Autors benützt, während die morphologischen Unterschiede des Penis in der Taxonomie die meisten modernen Systematiker benützen. Andererseits sehen wir aber noch immer Forscher, die manchmal ganze große Gruppen auf Grund der variablen äußeren morphologischen Merkmale bearbeiten, was in der Zukunft oft überflüssige Verwirrungen zur Folge haben und viele neue mühevollen Revisionen erfordern wird.

Im Interesse der modernen Taxonomie der Weberknechte empfehle ich deshalb, künftighin in allen Fällen, wo es möglich sein wird, der Aufstellung der neuen Arten eine Abbildung oder Beschreibung der Kopulationsorgane beizufügen, und dasselbe empfehle ich auch bei der monographischen oder Revisionsbearbeitung der ganzen Gruppen.

Die Autoren des bisher benützten Systems, das die Weberknechte in drei Unterordnungen einteilt, sind Thorell (1876) und Simon (1879). Diese Einteilung ist auch von Roewer und von den übrigen Autoren übernommen worden. Beachten wir jetzt näher von dem modernen Gesichtspunkte die einzelnen Unterordnungen.

Die Simonsche Unterordnung *Cyphophthalmi* ist gut abgegrenzt und sicher auch alt, wenn auch viele Merkmale abgeleitet sind (das Verschwinden der Augen bei den meisten Vertretern, ein eigentümlicher Bau der Stinkdrüsen, komplizierte Kopulationsorgane), was wir für ein Resultat eines progressiven Prozesses halten müssen. Mit den einfachen Laufbeinklauen, mit dem Bau des Pedipalpus, der Kopulationsorgane, des Verdauungstrakts und des Trachealsystems stehen sie der Gruppe *Eupnoi* am nächsten.

Die Thorellsche Subordo *Laniatores* teilt sich zum Unterschied von der vorigen in einige Gruppen, die sich voneinander nicht nur morphologisch, sondern auch phylogenetisch bedeutend unterscheiden. Das System dieser Unterordnung hat die größten Veränderungen durchgemacht. Roewer, den Studien Sørensens folgend, machte auf die außerordentliche Bedeutung der phylogenetischen und postembryonalen Entwicklung der Tarsalklaue aufmerksam und schuf die bekannte Theorie der Entstehung der Doppelklaue einerseits und der Dreizackklaue, respektive des Peltonychiums und Synthetonychiums andererseits. Diese moderne Theorie ist leider durch keine Beobachtung der Embryonalentwicklung der Klaue wenigstens einer der drei angeführten Gruppen gestützt, obzwar eine solche Beobachtung bestimmt einige Fragen beseitigen würde.

Auf Grund dieser Entwicklung der Tarsalklaue teilte Kratochvíl die Unterordnung *Laniatores* in zwei Superfamilien, und zwar *Oncopodoidea* mit Doppelklauen und *Travunoidea* mit Dreizackklauen, Peltonychien und Synthetonychien.

Aber die nicht umfangreiche Familie *Oncopodidae* unterscheidet sich sehr scharf von den übrigen Familien der Unterordnung durch einige bedeutende Merkmale, die über den Rahmen einer Subordo hinausreichen. Es ist in erster Linie die Verbindung aller Tergite zu einem gemeinsamen Großschild, und zwar auch bei den Jungen, die die größte Verbindung der Körpersegmente in der Ordo der Weberknechte darstellt. Zweitens ist es eine kleine Gliederung der Beintarsen, ferner die abweichende Form und Funktion des Pedipalpus, welcher viel primitiver als bei den übrigen Vertretern der Unterordnung und mit einer verhältnismäßig kleinen Klaue versehen ist. Die Angehörigen der Familie *Oncopodidae* kennzeichnen sich weiter durch einen besonderen Auswuchs, der aus dem Carapax herausgeht und sich oft mit dem gegenüberliegenden Auswuchs des ersten Abdominaltergits verbindet und gleichsam eine Brücke bildet, sowie durch einen starken Abdominalsaum, der vom 9. Abdominaltergit mit den engen Ausläufern des Carapaxabdominalrandes gebildet wird. Die Stigmen der *Oncopodiden* sind einfach, ohne Filter.

Wenn wir alle diese Umstände bewerten, so sehen wir, wie tief die Kluft zwischen dieser Familie und den übrigen Familien der *Laniatores* ist. Ich halte es deshalb auch aus praktischen taxonomischen Gründen für berechtigt, daß sie von der bisherigen Unterordnung abgetrennt und in die selbständige Unterordnung *Oncopodomorpha* eingereiht werde.

Die weitere Thorellsche Unterordnung *Palpatores* enthält gleichfalls zwei scharf begrenzte Gruppen, von Hansen und Sørensen als *Dyspnoi* und *Eupnoi* bezeichnet, die morphologisch und phylogenetisch verschieden sind. Ihr Hauptunterschied steckt in dem Trachealsystem. Während die Gruppe *Dyspnoi* zwei relativ große Stigmen hat, die durch ein verschiedenartig gebildetes Gitterchen geschützt werden, hat die Gruppe *Eupnoi* diese Stigmen nur klein, primitiv, in der Form einer filterlosen Spalte; es ergänzt sie ein Hilffsystem von akzessorischen Stigmen an den Tibien der Beine. Das weitere charakteristische Merkmal der Gruppe *Dyspnoi* ist die Form des Pedipalpus, welcher bei dieser Gruppe im vollkommensten Maße (im Vergleich mit allen anderen Weberknechten) in ein Tastorgan umgestaltet ist, was durch die Verkürzung des Tarsus, durch Reduktion bis Verschwinden der Tarsalklaue und durch die Bildung von zahlreichen Sensillen zum Ausdruck kommt.

Der Tribus *Eupnoi* enthält laut der bisherigen Einteilung nur eine einzige Familie, welche einige Subfamilien einschließt. Diese Subfamilien haben nicht den gleichen Wert, zum Beispiel die Subfamilien *Oligolophinae* und *Phalangiinae* unterscheiden sich nur unbedeutend, hingegen die *Sclerosomatinae* und *Leiobuninae* sehr auffallend, so daß wir sie nach dem Maßstabe, durch welchen höhere systematische Einheiten in anderen Unterordnungen der Weberknechte unterschieden werden, als Familien einschätzen müssen.

Ich vermute deshalb, daß es auch berechtigt und zweckmäßig ist, beide bisherigen Tribus zu selbständigen Unterordnungen und einige Subfamilien der *Eupnoi* zu Familien zu erheben. Die Begründung dieser neuen systematischen Einteilung der Ordo *Opilionidea* folgt aus der Tafel.

Die Gliederung der Beintarsen ist eines der wichtigsten Merkmale, die uns die Stufe der phylogenetischen Entwicklung verraten, und nach ihr können wir alle erwachsenen Weberknechte in drei Gruppen einteilen. In der Gruppe A sind die Weberknechte mit wenig gegliedertem Tarsus, bei denen die Gesamtzahl aller Tarsalglieder an einer Körperhälfte nicht die Anzahl 10 überschreitet. Solche Verhältnisse finden wir bei den ältesten Gruppen, weiter bei den Jungen der phylogenetisch jüngeren Gruppen. In der Gruppe B sind die Weberknechte mit dem mittelgegliederten Tarsus, wobei die Gesamtzahl der Tarsalglieder einer Körperhälfte bis 40 reicht (nur ausnahmsweise mehr). Die Tarsalglieder sind in Abschnitte gruppiert, die den Verhältnissen in der Gruppe A entsprechen. In die Gruppe C schließen wir die Weberknechte mit den zahlreichen Beintarsen ein; die Summe ihrer Tarsalglieder an einer Körperhälfte ist gewöhnlich größer als 100. Die Glieder bilden keine Abschnitte und sind, was ihre Form und Größe betrifft, fast gleich, nur in der Apikalrichtung nimmt ihre Größe ab. Die Tarsen dieser Weberknechte verwandelten sich in Greiforgane.

Ein größeres Problem ist die Verschmelzung und Verbindung der einzelnen Abdominalgitern zu größeren Schildern. Hadži vertritt die Ansicht, daß die Weberknechte ursprünglich die einzelnen Tergiten getrennt hatten und daß es in der zweiten Phase der Phylogenese zur Verbindung der Tergiten zum Schild gekommen ist und in der dritten Phase sich die Tendenz zum Teilen des Schildes in freie Tergiten von neuem betätigt. Während wir die Verhältnisse, wie sie die erste Entwicklungsstufe voraussetzt, bei keinem rezenten erwachsenen Weberknecht antreffen, finden wir das zweite Stadium bei allen phylogenetisch alten Gruppen. Die Stufe A bezeichnet die Verbindung des 1. bis 8. (resp. 9.) Tergits, die Stufe B des 1. bis 7., die Stufe C des 1. bis 5. Tergits mit dem Carapax zu einem einheitlichen Scutum.

Zur Form des Pedipalpus muß man nur hinzufügen, daß wir die primitive Form A, die früher als Hilfslokomotionsorgan diente, bei den Gruppen *Cyphophthalmi*, *Oncopodomorpha* und *Eupnoi* antreffen. Bei der Subordo *Dyspnoi* hat er hauptsächlich Sinnesfunktion, (B) bei der Unterordnung *Gonyleptomorpha* ist er durch einen progressiven Prozeß in ein mächtiges Organ verwandelt, das zum Ergreifen und zur Anhaltung der Nahrung dient (C).

Die Tarsalklauen der Beine sind entweder einfach (A) oder zweifach, resp. abgeleitet (B).

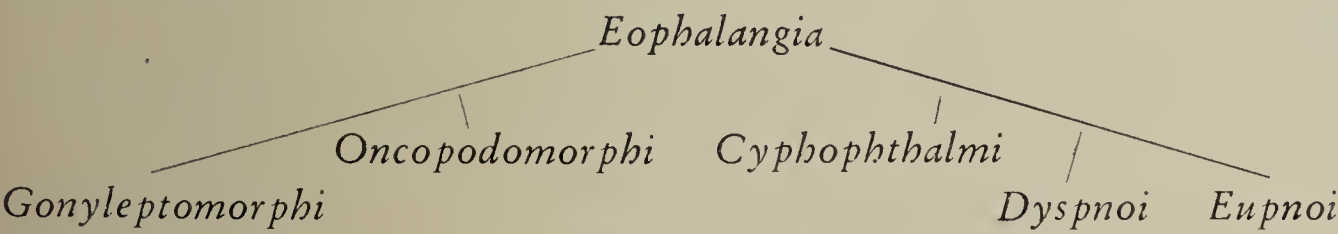
Das Operculum genitale ist bei der Unterordnung *Cyphophthalmi* rudimentär (A), bei den *Oncopodomorphi*, *Gonyleptomorphi* und bei einigen *Dyspnoi* frei (B), bei den übrigen *Dyspnoi* und bei den *Eupnoi* mit dem dritten Abdominalsternit verwachsen (C).

Die primitivsten Abdominalstigmen haben die *Oncopodomorphi* und *Eupnoi* (A), die übrigen Unterordnungen haben sie mit einem Filter versehen (B).

Jede von den fünf Unterordnungen hat schließlich charakteristische Merkmale. So ist es bei den *Oncopodomorphi* eine Brücke und ein Abdominalsaum (A), bei den *Gonyleptomorphi* ein stark bewehrter Pedipalpus mit einer schwertförmigen Tarsalklaue (B), bei den *Cyphophthalmi* die konische Form der Stinkdrüse (C), bei den *Dyspnoi* der Pedipalpus mit Sinnesfunktion, dessen Tarsus kürzer als Tibia ist (D), bei den *Eupnoi* akzessorische Stigmen an den Tibien (E).

Ordo	Oncopodomorphi	Gonyleptomorphi	Cyphophthalmi	Dyspnoi	Eupnoi
Gliederung des Tarsus . .	A	B	A	A, B, C	C
Scutum dorsale	A	B—C	A—B	C	C
Pedipalpus	A	C	A	B	A
Klauen des 3.—4. Tarsus .	B	B	A	A	A
Operculum genitale . . .	B	B	A	B—C	C
Stigmata.	A	B	B	B	A
Spezif. morphol. Merkmale	A	B	C	D	E

Nach unseren bisherigen Kenntnissen können wir mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit die Vorgänger der rezenten Weberknechte, *Eophalangia*, rekonstruieren, die wohl den Ordnungen *Architarbi* und *Trigonotarbi* nahe standen. Ihr Cephalothorax war vom Abdomen durch einen breiten Verbindungsteil abgetrennt, die einzelnen Tergite zuerst frei, später zu einem Schild verwachsen, zwei oder drei Paar Augen, von denen die Hauptaugen in der Mitte des Carapax, die übrigen an den Seiten lagen. Die Cheliceren waren klein, die Pedipalpen einfach, den Beinen ähnlich, die Beine mittellang, deren Praetarsus mit drei Klauen endigend. Die Entwicklung ging divergent auf zwei Gleisen fort. Aus dem Zweig, bei dem der Praetarsus mit dem unpaarigen Unguiculus verschmolzen und bei dem die Seitenklauen auf jedem Beinpaar verschwunden waren, entwickelten sich die *Cyphophthalmi*, *Dyspnoi* und *Eupnoi*. Der andere Zweig, der dadurch charakterisiert ist, daß an dem dritten und vierten Beinpaar durch einen regressiven Prozeß der unpaarige Unguiculus verschwunden oder alle drei Klauen geblieben waren, veranlaßte die Entstehung der *Oncopodomorphi* und *Gonyleptomorphi*.



Ordo Opiliones

- I. Subordo *Oncopodomorphi* n. subordo
 - 1. Familia *Oncopodidae* Thorell 1876
- II. Subordo *Gonyleptomorphi* n. subordo
 - A. Superfamilia *Gonyleptoidea* n. nom.
 - 1. Familia *Cosmetidae* Simon 1879
 - 2. Familia *Phalangodidae* Simon 1879

3. Familia *Assamiidae* Sørensen 1884
4. Familia *Paralolidae* Kratochvíl 1958
5. Familia *Gonyleptidae* Sundevall 1833

B. Superfamilia *Travunoidea* Kratochvíl 1958

1. Fam. *Travuniidae* Absolon et Kratochvíl 1932
2. Fam. *Synthetonychidae* Forster 1954
3. Fam. *Triaenonychidae* Sørensen 1886

III. Subordo *Cyphophthalmi* Simon 1879

1. Fam. *Sironidae* Simon 1879

IV. Subordo *Eupnoi* (Hansen et Sørensen) n. subordo

1. Fam. *Trogulidae* Simon 1879
2. Fam. *Nemastomatidae* Simon 1879
3. Fam. *Ischyropsalidae* Simon 1879
4. Fam. *Acropsopilionidae* Roewer 1923

V. Subordo *Dyspnoi* (Hansen & Sørensen) n. subordo

1. Fam. *Phalangiidae* Simon 1879
 1. Subfam. *Caddoinae* Banks 1893
 2. Subfam. *Oligolophinae* Banks 1893
 3. Subfam. *Gyantinae* Šilhavý 1946
 4. Subfam. *Phalangiinae* (Simon) 1879
 5. Subfam. *Dentizacheinae* n. subfam.
2. Fam. *Leiobunidae* n. familia
 1. Subfam. *Leiobuninae* Banks 1893
 2. Subfam. *Leptobuninae* Banks 1893
 3. Subfam. *Gagrellinae* Thorell 1889
 4. Subfam. *Neopilioninae* Lawrence 1931
3. Fam. *Sclerosomatidae* Roewer 1910
 1. Subfam. *Sclerosomatinae* Simon 1879

Schlüssel:

1. Endklauen des 2. und 3. Beines einfach 2
 Endklauen des 2. und 3. Beines doppelt, Dreizackklauen, Peltonychien oder Synthetonychien 4
2. Operculum gen. rudimentär, Geschlechtsöffnung offen Subordo *Cyphophthalmi*
 Operculum gen. gut entwickelt, bedeckt die Geschlechtsöffnung 3
3. An den Tibien der Beine je zwei accessorische Stigmen
 Alle Tibien der Beine ohne acc. Stigmen Subordo *Dyspnoi*
4. Alle Abdominaltergite (außer Operc. anale) mit dem Carapax eine Dorsalscutum bildend, Pedipalpus unbewehrt, mit einer kleinen Endklaue . . . Subordo *Oncopodomorphi* n. s.
 Höchstens 1.—7. Abdominaltergit eine solche Scutum bildend, Pedipalpus stark bewehrt
 Subordo *Gonyleptomorphi* n. s.
- A. Endglied des 3. und 4. Tarsus mit Doppelklaue . . Superfam. *Gonyleptoidea* n. nom.
- B. Endglied des 3. und 4. Tarsus mit Dreizackklaue, Peltonychium oder Synthetonychium
 Superfam. *Travunoidea*

Subordo Eupnoi

1. Lobi maxillares der 2. Coxa langgestreckt und am Frontalrande der Operculum gen. miteinander einen stumpfen Winkel bildend, dessen Schenkel nach hinten gerichtet sind. Stinkdrüsenöffnungen von oben her deutlich sichtbar Fam. *Phalangiidae*
 - A. Endklaue des Pedipalpus kammzählig D
Endklaue des Pedipalpus einfach B
 - B. Das erste Chelizerenglied ventral mit einem vorgestreckten Dörnchen C
Das erste Chelizerenglied ventral unbewehrt Subfam. *Phalangiinae*
 - C. Tuber oculorum von normaler Größe Subfam. *Oligolophinae*
Tuber oculorum groß, fast den ganzen Carapax einnehmend . . . Subfam. *Caddoinae*
 - D. Das erste Chelizerenglied ventral mit einem vorgestreckten Dörnchen Subfam. *Gyantinae*
Das erste Chelizerenglied ventral unbewehrt . . . Subfam. *Dentizacheinae* n. subfam.
2. Lobi maxillares der 2. Coxa langgestreckt und am Frontalrande des Operculum gen. in einer geraden Linie liegend, welche senkrecht zur Mediane ist. Stinkdrüsenöffnungen von oben her deutlich sichtbar Fam. *Leiobunidae* n. fam.
 - A. Endklaue des Pedipalpus einfach C
Endklaue des Pedipalpus kammzählig B
 - B. Alle Beinenfemora ohne Noduli Subfam. *Leiobuninae*
Wenigstens zweite Femur mit wenigstens 1 Nodulus Subfam. *Gagrellinae*
 - C. Das erste Chelizerenglied ventral mit einem vorgestreckten Dörnchen
Subfam. *Leptobuninae*
Das erste Chelizerenglied ventral unbewehrt Subfam. *Neopilioninae*
3. Lobi maxillares der 2. Coxa klein und einander nicht erreichend. Stinkdrüsenöffnungen von oben nicht sichtbar Fam. *Sclerosomatidae*
 1. Subfam. *Sclerosomatinae*

DISKUSSION

KRAUS: Die Genital-Morphologie der Opiliones ist erst wenig studiert. Es ist sicher, daß in der Berücksichtigung der Genital-Merkmale wertvollste Möglichkeiten ruhen. Dennoch möchte ich darauf aufmerksam machen, daß es auch große Gruppen gibt, die sich genital-morphologisch als einförmig erweisen, wie z. B. die *Sclerosomatinae*.

Bei der Wertung des Ausbildungsgrades eines Scutum dorsale für die Gruppierung höherer systematischer Kategorien scheint mir große Vorsicht nötig; denn z. B. beim Genus *Ischyropsalis* werden Artengruppen nach der Ausbildung eines Scutum getrennt.

Sie haben die Kategorien *Leiobunidae* und *Gonyleptoidea* als neu eingeführt, mit dem Zusatz „n. familia“ usw. Ich möchte darauf hinweisen, daß diese Kategorien als „*Leiobuninae*“ und „*Gonyleptidae*“ bereits seit langem existieren. Somit haben die ursprünglichen, nomenklatorischen Autoren einzutreten, denn es handelt sich doch nur um eine Rangverschiebung bereits vorhandener Kategorien.

SILHAVY: Ich habe auch die Genitalmorphologie einiger *Sclerosomatinae* untersucht und publiziert. Obzwar die Unterschiede hier nicht so bedeutend sind wie bei anderen Gruppen, gibt es doch Verschiedenheiten und ich verweise auf meine Abbildungen z. B. in der „Fauna CSR“.

Wie schon gesagt, hat sich Hadži mit diesem Problem beschäftigt, speziell bei *Ischyropsaliden*, und die erwähnte Theorie aufgestellt. Er führt die *Ischyropsalidae* als Beispiel der 3. Phase der Phylogenese an, in welcher sich die Tendenz zur Teilung des Schildes von neuem auswirkt.

Ich meine, daß des Diskussionsredners Ausführungen nicht den Nomenklaturregeln entsprechen.

ZUR KENNTNIS DER ORIBATIDEN-FAUNA DER SOWJET-UNION

E. M. BULANOVA-ZACHVATKINA

Lehrstuhl für Entomologie, Staatsuniversität Moskau

Die Milben bilden den Hauptteil der Bodenfauna. Die zahlreichsten unter ihnen sind die Panzermilben.

Prof. A. A. Zachvatkin war der Pionier der Oribatiden-Studien in der UdSSR. Seit dem Beginn seiner Studien im Jahre 1939 ist vieles erforscht worden. Neben den Fragen praktischen Charakters, die Monieziosen der Haustiere betreffend, fanden bei uns eine große Beachtung auch allgemeine Probleme, nämlich die faunistischen, systematischen, ökologischen und zoogeographischen.

In verschiedenen Bodentypen, weit verbreitet, ziehen die Panzermilben jedoch Waldbiotope vor sowohl in der Waldzone als auch in den Steppen.

Unter den Bedingungen der gemäßigten Feuchtigkeit bewohnen sie als Regel die obersten Bodenschichten — bis 5—8 cm. Doch in den Wüsten Turkmeniens sinken sie bis zur Tiefe von 50 cm. Es war vom Vortragenden festgestellt worden (1952), daß die imaginalen Phasen sich näher der Bodenoberfläche konzentrieren, während die Nymphen, Larven und panzerlosen Images die tieferen Schichten bevorzugen.

Vielen Panzermilben sind vertikale Migrationen eigen. Dabei können sie auch den Boden verlassen und sind am Grase und an den Bäumen zu finden. Maximale Anhäufungen von Milben am Grase beobachtet man in der Nacht und vor dem Sonnenaufgang.

Gegenwärtig sind wir im Besitz von bedeutenden Sammlungen aus 44 Gebieten der USSR., vorwiegend aus dem europäischen Rußland. Viel weniger erforscht ist die Fauna der Krim, des Kaukasus, Mittelasiens, des Fernen Ostens und der Kurilen-Inseln.

Die Sowjet-Fauna der Panzermilben enthält zahlreiche neue Arten. Als Beispiel führen wir die Familie *Damaeidae* an: unter 83 Arten unserer Fauna erwiesen sich 36 Arten als für die Wissenschaft neu. Etwas Ähnliches fanden wir in der Gattung *Zygoribatula*: die betreffenden Zahlen sind 8 und 3 (*Z. skrjabini* sp. n., *Z. microporosa* sp. n., *Z. ruchljadevi* sp. n.).

In der Tabelle sehen wir die Verteilung der Arten nach Biotopen.

Die Fauna der Walddundra ist verhältnismäßig arm. Eine bedeutende Artenzahl haben die Gattungen *Carabodes*: *C. areolatus* Berl., *C. minusculus* Berl., *C. marginatus* (Mich.), *C. subarticus* Trgdh., *C. femoralis* (Nic.), *Camisia*: *C. biurus* Koch, *C. spinifer* Koch, *C. horrida* (Herm.), *C. lapponica* (Trgh.). In anderen Gebieten enthält die Gattung *Camisia* noch zwei Arten — *C. biurus* und *C. spinifer*. Wenig zahlreich sind *Autogneta longilamellata* (Mich.), *Suctobelba trigona* Mich., *Eremaeus oblongus* Koch, *Ceratoppia bipilis* (Herm.), *Tectocephus velatus* (Mich.), *Adoristes poppei* (Oudms.), *Furcoribula furcellata* (Nord.), *Scheloribates laevigatus* (Koch), *Ceratozetes gracilis* (Mich.), *Melanozetes mollicomus* Koch.

Neu für den Norden sind *Nanhermannia komáreki* Kunst und *Porobelba spinosa* Sell.

Die zentralen und westlichen Gebiete der USSR. sind faunistisch Süd- und Mitteleuropa ähnlich.

Die Steppen- und Wüstenzone vermissen einige gemeine Arten der Wald- und Waldsteppenzone; das sind: *Autogneta longilamellata*, *Pelops duplex*, *Ceratozetes gracilis*. Man trifft hier auch *Zygoribatula terricola* Hamm., *Licnedamaeus undulatus* Paoli. Massenhaft tritt eine neue Varietät von *Sch. tubuaiensis* Sell. auf.

In den Eichen- und Buchenwäldern der Krim treffen wir neben den gut bekannten europäischen Arten (*Nanhermannia nana*, *Nothrus palustris*, *Aleurodamaeus setosus*) auch viele neue an, sie sind von uns teilweise schon beschrieben. Weit verbreitet und zahlreich ist hier *Oppia nitens* Koch. Es sind hier auch *Eupterotegeus*, *Ameronothrus*, *Amerobelba*, *Cosmochthonius*, *Hermannia*, *Tricheremaeus* vorhanden.

Im Hochgebirge des Kaukasus finden sich folgende charakteristische Arten: *Thamnacarus pavlovskii* B-Z., *Trhypochthonius tectorum*, *Neoliodes farinosus*, *Allodamaeus femoratus*, *Aleurodamaeus setosus*.

Für Alpenwiesen sind folgende Arten typisch: *Sphaerochthonius splendidus*, *Perlohmannia dissimilis* (Hewitt), *Neolohmannia zachvatkini*, *Oppia furcata*, *O. clavipectinata*, *Scheloribates laevigatus*, *Sch. latipes*.

Eigentümlich sind die Panzermilben aus dem subtropischen Raum des kaukasischen Ufers des Schwarzen Meeres, nämlich: *Amerus polonicus* Kulcz., *Hungarobelba visnyai* Balogh, *Microzetorchestes emeryi* (Cog.), *Licneremaeus licnophorus* (Mich.), *Metabelba rara* B-Z., *M. macerochaeta* B-Z., *M. pseudoitalica* B-Z., *Cosmochthonius lanatus* Berl.

Im Talysch-Gebirge (Transkaukasien) überwiegt die massenhafte *Metabelbella zachvatkini* B-Z. Andere Arten dieser Gattung stammen aus Kirgisien (*M. crenatosetosa* B-Z.) und aus dem Kaukasus (*M. langei* B-Z.).

Faunistisches Material aus Ostsibirien enthält neben gut bekannten europäischen Arten (*Nothrus palustris*, *N. silvestris*, *Platynothrus peltifer*, *Belba corynopus*, *Porobelba spinosa*, *Zygoribatula exilis*) auch neue Arten aus den Gattungen *Nanhermannia*, *Eniochthonius*, *Brachychthonius*, *Hermannia*, *Neonothrus*, *Platynothrus*, *Epidamaeus*, *Belba*, *Metabelba*, *Damaeolus*, *Licneremaeus*, *Liebstadia*, *Protoribates*.

Zahlreiche neue Arten haben wir aus dem Fernen Osten und von den Kurilen-Inseln, so zum Beispiel von den Gattungen *Platynothrus*, *Neonothrus*, *Hermannia*, *Belba*, *Metabelba*, *Oppia*, *Damaeolus*, *Liebstadia*, *Trichoribates*, *Ceratozetes*, *Galumna*, *Oribatella*.

Als ersten Fund für unsere Fauna nennen wir *Pterochthonius angelus* Berl. Die Art wurde seinerzeit von Berlese aus Italien beschrieben und nachher von Grandjean in Chartreux gefunden. Für die Kurilen-Inseln können wir noch die seltene *Epidamaeus grandjeani* B-Z. anführen, eine morphologisch interessante Art. Im selben Gebiet sind noch manche Arten zu verzeichnen, deren systematische Stellung noch nicht aufgeklärt ist.

Eigenartig ist die Fauna Mittelasiens, von der europäischen Fauna recht verschieden. Im südlichen Kasachstan sind durch Krivoluzkaja folgende Arten bekannt geworden: *Galumna obvia* und neue *G. dymorpha*, *G. thysanura*, *G. boevi*. In Turkmenien wurde eine Art der seltenen Gattung *Lohmannia*, nämlich *L. lanceolata turcmenica* B-Z., gefunden. Interessant ist hier auch *Caleremaeus austriacus* (Willm.), früher aus der Steppenzone bekannt.

Gegenwärtig zählt unsere Fauna im ganzen 345 Oribatiden-Arten aus 105 Gattungen. Es gibt auch manche Arten incertae sedis. Die Gruppe *Ptyctima* ist von uns noch nicht bearbeitet worden.

Zusammenfassend können wir manche Eigentümlichkeiten unserer Oribatiden-Fauna angeben. Die weitverbreiteten Arten der Weltfauna sind auch bei uns vorhanden, zum Beispiel *Gymnodamaeus bicostatus*, *Autogneta longilamellata*, *Tectocephaea velatus*, *Oribatula tibialis*, *Scheloribates laevigatus*, *Sch. latipes*, *Ceratozetes gracilis*, *C. medio-cris*, *Punctoribates punctum*, *P. sellnicki*, *Galumna obvia*, *Pelops duplex*.

In manchen Gattungen gibt es einen gewissen Artenwechsel, der von der geographischen Breite abhängig ist. Die Gattung *Carabodes* könnte als Beispiel dienen. So finden wir *C. areolatus*, *C. minusculus* im hohen Norden; in der Zone der Koniferen-Wälder wohnen *C. minusculus*, *C. femoralis*, *C. marginatus*, *C. coriaceus*, *C. sub-articus*, *C. labyrinthicus*, in der Zone der Laubwälder *C. minusculus*, *C. marginatus*, *C. sp.*, im Kaukasus *C. minusculus*, *C. marginatus*, in der Krim *C. coriaceus* (sp. n.). In Mittelasien fehlt diese Gattung gänzlich. Etwas Ähnliches können wir auch für die Gattung *Camisia* verzeichnen.

Eine strenge geographische Lokalisation ist für folgende Arten charakteristisch: *Amerus polonicus* — Kaukasus-Ufer des Schwarzen Meeres; *Epidamaeus grandjeani* — Insel Schiaschkotan und *Epidamaeus microspinus* — Insel Kunaschir.

Es ist auch zu beachten, daß eine weite geographische Verbreitung einzelner Arten keineswegs ihrer Abundanz entspricht. So sind zum Beispiel die Arten der Genera *Oppia*, *Autogneta*, *Oribatula* sehr weit verbreitet und nicht massenhaft vorhanden. Dagegen sind gewisse Arten, wie *Metabelbella zachvatkini*, *Oppia nitens*, *Zygoribatula skrjabini*, *Galumna obvia*, geographisch eng begrenzt und zugleich dominant.

DISKUSSION

MÄRKEL: Welchen Anteil nehmen die Ptyctima in quantitativer Hinsicht?

BULANOVA-ZACHVATKINA: Etwa $\frac{1}{3}$ aller Oribatei sind Ptyctima, darunter viele neue Arten.

E. PIFFL: Von den 105 Genera des Vortrages wurden 68 allein an einem Standort bei Wien gefunden. Den 345 Arten stehen 150 Arten gegenüber,

Das zeigt einmal, welche tatsächliche Fülle zu erwarten sein wird, zum anderen, wie gleichförmig die Verteilung der Oribatei in der paläarktischen Region ist.

E. M. BULANOVA-ZACHVATKINA: Das behandelte Material stellt nur einen Teil des bearbeiteten Materials dar. Einzelne Gruppen und mehr als 200 bisher als neu erkannte Arten sind nicht erwähnt worden.

FORSSLUND und SELLNICK: Forsslund und Sellnick stellten fest, daß *Carabodes minusculus* an die Rentierflechte (*Cladonia rangifera*) gebunden ist. Das deckt sich mit meinen eigenen Beobachtungen. Ist diese Bindung auch in der UdSSR festzustellen?

BULANOVA-ZACHVATKINA: Diese Art wurde in Moos und auch in der Rentierflechte gefunden.

ORIBATIDEN (ORIBATEI, ACARINA) EINIGER WEIDEN IN JUGOSLAWIEN

Dr. FEJA FRANK, Sarajevo, und Dr. VERA ZIVKOVITCH, Beograd

Seit einigen Jahren haben wir Weiden Jugoslawiens nach Oribatiden untersucht. Dabei sollte neben der Erfassung der Moosmilbenfauna vor allem auch der Befall durch *Moniezia expansa* erforscht werden. Die Verseuchung der Lämmer mit diesem Parasit ist in manchen Gegenden sehr stark und beträgt zwischen 30% und 98%. Es wurden daher ausschließlich Weiden, deren Schafe stark befallen waren, zur Untersuchung herangezogen.

Durch 2 bis 3 Jahre hindurch wurden an einigen Weiden monatlich Proben entnommen, um den Artenbestand und die Fluktuation der Population zu beobachten. Dabei wurde auch auf Bodenunterschiede an ein und derselben Weide geachtet und an stark differierenden Stellen gesondert gesammelt.

Von den bisher untersuchten 43 Weiden liegen 20 im östlichen Teil (Serbien), 23 im zentralen Teil (Bosnien) Jugoslawiens. Das Material aus Bosnien stammt ausschließlich von ungemähten Wiesen, das aus Serbien enthält auch Bruchwaldgebiete.

Durch die horizontale sowie die vertikale Verbreitung der Standorte (die Masse liegt zwischen 0 und 350 m der Seehöhe, einige liegen zwischen 750 und 1200 m, nur drei liegen auf 1500 m, 1650 m und 1900 m) wurden sehr unterschiedliche Biotope nach Klima, Bodenverhältnissen und Vegetation erfaßt.

Bisher wurden folgende Arten von Oribatiden auf den Weiden Jugoslawiens festgestellt: *Hypochthonius rufulus* C. L. Koch, *Brachychthonius berlesei* Willm., *B. immaculatus* Forssl., *Rhysotritia duplicata* Grandj., *Phthiracarus globosus* (C. L. Koch)?, *Phthiracarus* sp. A., *Phthiracarus* sp. B., *Tropacarus pulcherimus* (Berl.), *Hoplodermastriculum* (C. L. Koch), *Steganacarus* sp., *Epilohmannia cylindrica* (Berl.), *Epilohmannia* sp., *Hermannia scabra* (C. L. Koch), *Nothrus palustris* C. L. Koch, *N. biciliatus* C. L. Koch, *Platynothrus peltifer* (C. L. Koch), *Camisia lapponica* (Trgdh.)?, *Malaconothrus globiger* Trgdh., *Trimalaconothrus novus* Sell., *Nanhermannia nanus* (Nic.), *N. selenicki* Forssl., *Hermaniella picea* (C. L. Koch), *Arthrodamaeus reticulatus* (Berl.), *Gymnodamaeus* sp., *Belba* sp., *Metabelba pulverosa* Strenzke, *Metabelba* sp., *Damaeus gracilipes* (Kulcz.), *D. vericillipes* Nic., *Gustavia microcephala* (Nic.), *Eremobelba pectinigera* Berl., *E. (Ctenobelba?) geographica* Berl., *Amerobelba bicostata* Berl., *Ceratoppia quadridentata* (Hall.), *Liacarus coracinus* (C. L. Koch), *L. vombi* Dal. (oder *L. major* Mih.), *L. curtipillis* Willm., *L. willmanni* Pschorn, *Adoristes ovatus* (C. L. Koch), *Xenillus* sp., *Carabodes minusculus* (Berl.), *Carabodes bosniae* Frank (in litt.), *Oppia quadricarinata* (Mich.), *O. neerlandica* (Oudms.), *O. unicarinata* (Paoli), *O. bicarinata* (Paoli)?, *O. ornata* (Oudms.), *O. fallax* var. *obsoleta* (Paoli), *O. insculpta* (Paoli), *O. concolor* (C. L. Koch), *O. nova* (Oudms.), *O. nitens* (C. L. Koch), *O. minus* (Paoli), *O. subpectinata* (Oudms.), *Oppia* sp., *Oribella paolii* Oudms., *Suctobelba* sp. A, *Suctobelba* sp. B, *Limnozetes ciliatus* (Schränk), *Tectocephaeus velatus* (Mich.), *T. sarekensis* Trgdh., *Scutovertex minutus* (C. L. Koch), *Achipteria coleoptrata* L., *A. nitens* (Nic.), *Achipteria* sp., *Parachipteria punctata* (Nic.), *Anachipteria ornata* Schuster, *Tegoribates latirostris* (C. L. Koch), *Phenopelops geminus* (Berl.), *Ph. occultus* (C. L. Koch), *Ph. tardus* (C. L. Koch), *Ph. plicatus* (C. L. Koch), *Ph. acromius* (Herm.)?, *Phenopelops* sp., *Peloptulus phaenotus* (C. L. Koch), *Oribella reticulata* Berl., *O. calcarata* (C. L. Koch), *O. meridionalis* Berl., *Tectoribates alpinus* (Schweizer), *Ceratozetes mediocris* Berl., *C. gracilis* (Mich.)?, *C. cisalpinus* Berl., *C. minutissimus* Willm., *Ceratozetes* sp. A, *Ceratozetes* sp. B, *Heterozetes palustris* Willm., *Swalbardia* sp., *Trichoribates trimaculatus* (C. L. Koch), *Tr. novus* (Sell.), *Spaerозetes tricuspidatus*

Willm., *Fuscozetes setosus* (C. L. Koch), *Melanozetes mollicomus* (C. L. Koch), *Euzetes seminulum* (Müll.), *Humerobates fungorum* (L.), *Mycobates* sp., *Minuthozetes seminulum* (Müll.), *Humerobates fungorum* (L.), *Mycobates* sp., *Minuthozetes seminulum* (Müll.), *P. punctum* (Koch, Berl.), *P. sellnicki* (Willm.), *P. latilobatus* Kunst, *Punctoribates* sp. A, *Punctoribates* sp. B, *Chamobates voigtsi* (Oudms.), *Ch. lapidarius* (Lucas), *Ch. incisus* v. d. Hammen?, *Chamobates* sp., *Galumna allifera* Oudms., *G. nervosus* (Berl.), *G. tarsipennata* Oudms., *Pergalumna obivus* (Berl.), *Pergalumna* sp., *Neoribates aurantiacus* (Oudms.), *Neoribates* sp., *Haplozetes vindobonensis* (Willm.), *Haplozetes* sp., *Protoribates lophotrichus* (Berl.), *P. capucinus* Berl., *P. lagenula* (Berl.), *P. pannonicus* Sell., *Scheloribates confundatus* Sell., *Sch. latipes* (C. L. Koch), *Sch. pallidulus* (C. L. Koch), *Sch. laevigatus* (C. L. Koch), *Protoschelobates seghettii* Kates, Runc., *Liebstadia similis* (Mich.), *Eporibatula rauschenensis* (Sell.), *Oribatula tibialis* (Nic.), *O. pannonica* Willm., *O. exarata* (Berl.), *Zygoribatula exilis* (Nic.), *Z. cognata* (Oudms.), *Zygoribatula* sp. A, *Zygoribatula* sp. B, *Z. terricola* v. d. Hammen?, *Z. longiporosa* Hammer? (*Z. spinusissima* Mih.?).

Von diesen Milben ist die Gattung *Scheloribates* an den meisten Standorten anzutreffen. Es folgen nach der Häufigkeit ihres Auftretens die Gattungen: *Zygoribatula*, *Punctoribates*, *Galumna*, *Phenopelops*, *Peloptulus*, *Oppia*, *Achipteria*, *Oribatula*, *Tectocephaeus* und andere.

Dabei wurde selbstverständlich nicht auf die Individuenzahlen geachtet, sondern nur auf das Aufscheinen einer Art überhaupt. Die Dichte einer Population ist von der Art, aber auch vom Lebensraum abhängig. So konnten beträchtliche Unterschiede zwischen dem östlichen und dem zentralen Teil ermittelt werden.

In Kürze soll nun auf einzelne Arten eingegangen werden.

Die überall verbreitetste Art der Scheloribatiden ist *Scheloribates laevigatus*. In Serbien schließen sich *Sch. latipes* und *Sch. pallidulus* an. Diese Arten sind über 1000 m selten oder fehlen ganz, sie sind anscheinend mehr auf das Tiefland eingestellt. *Sch. latipes* ist in zentralem Teil Jugoslawiens sehr selten anzutreffen, dagegen erreicht er auf manchen östlich gelegenen Weiden 2,3% bis 13,4%, einmal sogar 42% des Individuenbestandes.

Aus der Gattung *Zygoribatula* hat die Gruppe *Z. cognata* (*cognata* und ungeklärte verwandte Formen) die größte Verbreitung, mit einem Schwerpunkt in tiefliegenden Weiden unter 200 m Seehöhe. Es folgt *Z. longiporosa*. *Punctoribates punctum* und *P. latilobatus* sind dagegen häufiger an höheren Standorten zu finden. Ihre Zahl wächst nach unserer Erfahrung mit ansteigender Seehöhe, besonders im Zentralgebiet (Bosnien). Ähnlich wie *Punctoribates* verhalten sich noch die Vertreter der Gattungen *Galumna* und *Phenopelops*. Die meisten Arten einer Gattung wurden von uns bei *Oppia* gefunden. Die sonst in dichten Populationen auftretenden Arten zeigen gewöhnlich eine geringe Dichte.

Von den Achipteriiden sind wohl auf den meisten Standorten Arten verbreitet, jedoch nur an 2 Orten in Nordserbien in größerer Zahl. Hier erreichten sie 25,7% und 28% aller gefundenen Oribatiden.

Auf 11 Standorten war *Zygoribatula exarata* nachzuweisen. Diese Lokalitäten liegen mehr im Osten (südlich der Donau) als im Zentralgebiet. In manchen Monaten in Serbien stellen sie die individuenreichste Art dar.

In der vertikalen Verteilung finden wir auf den höchstgelegenen Standorten über 1000 m ausschließlich: *Hypochthonius rufulus*, *Platynothrus peltifer*, *Malaconothrus globiger*, *Nanhermannia nanus*, *N. sellnicki*, *Hermaniella picea*, *Adoristes ovatus*, *Limnozetes ciliatus*, *Tectoribates alpinus*, *Trichoribates novus* und *Fuscozetes setosus*.

Nur unter 250 m hingegen: *Arthrodamaeus reticulatus*, *Gymnodamaeus* sp., *Xenillus* sp. und *Scutovertex minutus*. Sowohl in den hochliegenden Weiden wie in den tiefliegenden, finden sich *Scheloribates*-Arten (mit Ausnahme von *Sch. confundatus*), weiters die Gattungen *Zygoribatula*, *Liacarus*, *Phthiracaridae* und manche andere.

Über den Einfluß der Überschwemmung auf die Milbenfauna gab uns die Weide von Hutovo Blato Aufschluß. Diese Weide liegt in einer Kryptodepression im Karstgebiet der südlichen Herzegowina, im mediterranen Klimabereich.

Die Proben wurden durch zwei Jahre hindurch an 6 verschiedenen Orten genommen. Je zwei waren davon immer trocken, je 2 durch kürzere Abschnitte und je 2 durch 8—10 Monate überflutet.

Von den 30 festgestellten Arten schienen 4 (*Carabodes bosniae*, *Chamobates lapidarius*, *Eporibatula rauschenensis* und *Oribatella calcarata*) an das Überschwemmungsland gebunden zu sein, 7 kommen nur im Trockengebiet vor, während die übrigen profilindifferent scheinen. Die Abundanz zeigt größere Unterschiede als die Frequenz.

Die Trockengebiete hatten im Durchschnitt 241 Tiere, die kürzer überschwemmten Gebiete 50 und die lange überschwemmten Gebiete nur 19 Individuen.

Diese Weide zeigt den Biotopunterschieden entsprechende starke Verschiedenheiten, die sonst nicht aufgefallen sind.

750 Individuen mit den folgenden Arten wurden mit *Moniezia*-Eiern gefüttert: *Achipteria punctata*, *Phenopelops planicornis*, *Punctoribates punctum*, *Galumna nervosus*, *Galumna* sp., *Protoribates lophotrichus*, *Scheloribates latipes*, *Sch. laevigatus*, *Protoschelobates seghettii*, *Carabodes minusculus*, *Oppia subpectinata*, *Tectocephaeus velatus*, *Oribatula tibialis*, *Zygoribatula cognata* und *Z. longiporosa*.

Die ersten neun der genannten Arten enthielten alle Entwicklungsstadien der *M. expansa* von der Onkosphaera bis zum reifen Cysticercoide. Die Infektionen traten bei den wenigen *Sch. latipes* (4) und *P. seghettii* (3) auf, dagegen bei den zahlreich im Material vorhandenen Oribatuliden (72) in keinem einzigen Fall.

Vom gesamten Material wurden 32% infiziert. Ein sehr hoher Anteil, wenn man in Betracht zieht, daß nicht alle Arten in den Experimenten als Zwischenwirte vorgekommen sind.

Die Anfälligkeit von *P. lophotrichus* war bisher noch nicht bekannt gewesen. In dieser Art konnten alle Entwicklungsstadien der *M. expansa* festgestellt werden.

Absolut und relativ die größte Anfälligkeit zeigten *Sch. laevigatus* und *P. punctum*. Die oben genannte vertikale Verteilung der beiden Arten und die Häufigkeit ihres Vorkommens auf den Weiden lassen sie als die hauptsächlichsten Zwischenwirte der *M. expansa* erkennen, insofern es die untersuchten Gebiete Jugoslawiens (besonders Bosnien) betrifft. Somit kommt *Sch. laevigatus* für die tiefliegenden und *P. punctum* für die Hochweiden in Betracht.

ARTUNTERSCHIEDE BEIM GENUS RHIZOGLYPHUS (ACAR.)

G. L. van EYNDHOVEN
Zoölogisch Museum, Amsterdam

Mit dem Namen *Rhizoglyphus echinopus* werden viele Milben bezeichnet, die an Blumenzwiebeln — sowohl im Boden wie auch in Lagerräumen — und weiterhin an Kartoffeln und anderen Knollen sowie auch im Boden an Pflanzenwurzeln vorkommen.

Es wird dabei oft übersehen, daß es allerhand Milben aus der großen Familie der *Acaridae* (= *Tyroglyphidae*) und verwandten Familien gibt, welche mit dem unbewaffneten Auge oder sogar noch mit der Lupe ungefähr gleich aussehen, obzwar sie doch nichts mit dem eigentlichen Genus *Rhizoglyphus* zu tun haben. Alle diese Tiere sind ungefähr gleich groß (gerade weil so viele Jugendstadien dazwischen gemischt sind), mit einem ziemlich gewölbten und glänzend weißen Körper, und sie bewegen sich nur sehr langsam und träge.

Insbesondere was die Blumenzwiebeln in Lagern anbelangt, muß man der Anwesenheit von verschiedenen Milbenarten Rechnung tragen. Man findet neben den echten *Rhizoglyphus*-Milben z. B. *Acarus siro* L. (*Tyroglyphus farinae* [L.]), *Tyrophagus* spp. div., *Oudemansium domesticum* (de Geer) (*Glycyphagus dom.*) und noch ein paar weitere Genera von den Detriticolae. Hinzu kommt noch das Genus *Histiostoma* (*Anoetus*). *Histiostoma* entwickelt sich im allgemeinen erst, wenn ein Substrat so weit verwest ist, daß Verschleimung auftritt. Dieses letzte Genus ist weniger gewölbt und mehr eckig und sieht matter aus, wird aber doch oft für *Rhizoglyphus* gehalten.

Das Genus *Rhizoglyphus* läßt sich u. a. leicht erkennen durch voll entwickelte Mandibeln mit deutlichen Zähnen und durch einen dicken Dorn gerade vor dem großen Sinneshaar (Solenidion ω 1) auf Tarsus I und II.

Wer einen echten *Rhizoglyphus* gefunden hat, wird das Tier fast immer mit dem Namen *Rhizoglyphus echinopus* bezeichnen, unabhängig von seiner geographischen Herkunft oder von seiner Wirtspflanze. In den meisten Fällen handelt es sich dabei übrigens um Blumenzwiebeln und Kartoffeln.

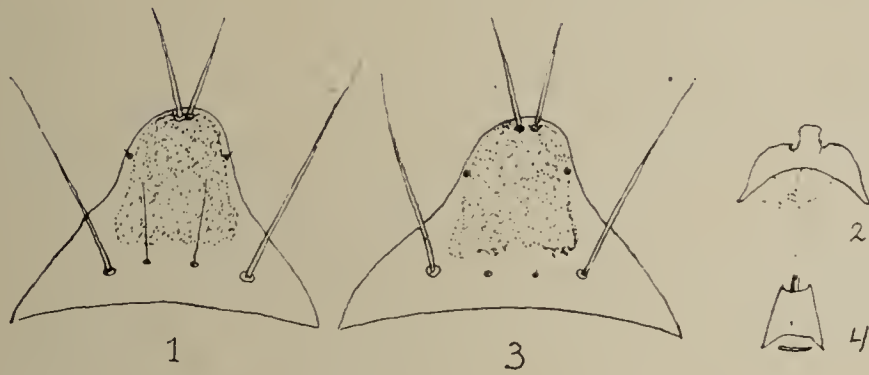
In den letzten Jahren habe ich viele Sendungen Blumenzwiebeln und Knollen untersucht, die zum Teil aus den Niederlanden stammten, zum andern Teil aber aus anderen Ländern in unser Land importiert worden waren. Diese Untersuchungen haben gezeigt, daß es sicher mehr als eine Art gibt.

Wie schon bemerkt, werden sämtliche *Rhizoglyphus*-Milben in den Begriff *Rhizoglyphus echinopus* zusammengefaßt, so wie diese Art im Jahre 1868 von Fumouze & Robin beschrieben und abgebildet wurde. Bei dieser Art fallen die relativ langen setae scapulares internae (Abb. 1) auf, die zwar von Fumouze & Robin in ihrer Abbildung auf Taf. XX, Abb. 1, fortgelassen wurden, aber die in Wirklichkeit doch vorhanden sind. Die Art wurde von den Autoren von Hyazinthenzwiebeln (*Hyacinthus orientalis*) und von deren Blumen beschrieben und kommt öfters darauf vor.

Merkwürdigerweise stellt man fest, daß die Tiere aus verschiedenen Sendungen Hyazinthen voneinander abweichen — obzwar die Variabilität sicher eine Rolle spielt — und zwar in solchem Maße, daß man erwägen muß, ob nicht doch zwei Arten vorkommen, eine große und eine kleinere. Letztere würde sich dann auf die Zwiebeln beschränken, wobei die graviden ♀♀ nur wenige Eier mit sich tragen. Die größere würde sowohl die Zwiebeln wie auch die Blumen anfressen, und die graviden Weibchen können viele Eier, mindestens 17, im Körper mit sich tragen, ohne daß der Körperraum ganz ausgefüllt ist. Eine endgültige Entscheidung ist noch nicht möglich, aber die größere Art wäre dann besonders das Tier, das 1868 von Fumouze & Robin als *Rhizoglyphus echinopus* beschrieben wurde.

Es steht aber wohl fest, daß *Narcissus* (besonders *Narcissus pseudonarcissus*) an seinen Zwiebeln fast immer eine ganz andere Art besitzt, welche u. a. gekennzeichnet ist durch sehr kurze setae scapulares internae (Abb. 3) und kurze dorsale Haare. Wenn man Sendungen untersucht, stimmt es fast immer, daß die Hyazinthe die Art mit langen s. sc. internae hat, während die Narzisse die Art mit den kurzen s. sc. internae zeigt. Trotzdem haben Versuche, die vom niederländischen Pflanzenschutzamt gemacht wurden, gezeigt, daß die Tiere leicht auf ihren gegenseitigen Wirtspflanzen leben können. Es scheint aber, diesen vorläufigen Untersuchungen nach, daß die Stämme am besten an ihrem eigenen Substrat wachsen.

Die beiden *Rhizoglyphus*-Arten von *Hyacinthus* und *Narcissus* haben außerdem einen deutlichen Unterschied in der Penisvorrichtung, die bei der der Hyazinthe in ihrer allgemeinen Form abgerundet ist mit einer kurzen, röhrenförmigen Mündung (Abb. 2), während sie bei derjenigen der Narzisse abgestutzt konisch (Abb. 4) ist. Dieser Umstand beweist, daß Fumouze & Robin, trotzdem sie in ihrer Abbildung die setae scapulares internae fortgelassen haben, doch die eigene Art von *Hyacinthus* mit den langen (aber freilich recht dünnen und daher nicht sehr auffallenden) s. sc. int. vor sich gehabt haben. Außerdem brechen diese Haare beim Präparieren leicht ab.



Rhizoglyphus echinopus: 1 – Propodosoma; 2 – Penisvorrichtung;
Rhiz. solani: 3 – Propodosoma; 4 – Penisvorrichtung.

Eine mit der Form von *Narcissus* verwandte Art lebt an faulenden Kartoffeln. Hier sind die setae scapulares internae noch kleiner, fast unauffindbar. Es ist dies die Art, welche Oudemans 1924 als *Rhizoglyphus solani* beschrieben hat, und auch die Art, die von E. & F. Türk 1957 unter dem Namen *Rhizoglyphus echinopus* beschrieben und abgebildet wurde. Auch sie hat den abgestutzt konischen Penis.

Oudemans hat viel später, im Jahre 1937, seinen *Rhiz. solani* in *Rhizoglyphus feculae* (Guérin-Méneville 1845) umgetauft, weil er der Meinung war, seine Tiere seien identisch mit dem Tiere, das von Guérin-Méneville im Jahre 1845 beschrieben wurde mit einer von Rayer angefertigten Abbildung. Diese Auffassung ist aber nicht richtig.

Oudemans wundert sich über das Fehlen der dorsalen Haare bei der damals in Abb. 9 abgebildeten Milbe und versteht nicht, was die Beine von Abb. 10 und 11 meinen, die offenbar zur Abb. 9 gehören, aber gar nicht die Beine eines *Rhizoglyphus* darstellen. Um einen Ausweg zu finden, bringt er sie mit Zweifel bei *Tyrophagus putrescentiae* unter, obzwar von einem solchen Tiere überhaupt nicht die Rede ist.

Die Sache läßt sich aber leicht lösen, denn Abb. 9 stellt ein *Histiostoma* dar, welches Genus in der Tat in der allgemeinen Form ein bißchen viereckig („carré“) ist und außerdem vielfach an stark faulenden, bereits verschleimenden Kartoffeln vorkommt. Das Genus *Histiostoma* hat Beine, welche die von Rayer abgebildete Form besitzen (u. a. die dünnste Stelle vor dem Ende), und sie haben einen hakenförmigen Hahnen-

sporn („ergot en crochet“). Damit gehören die Abb. 10 und 11 zwanglos zur Abb. 9, wie es auch die Absicht von Guérin-Ménéville war und auf seiner Tafel wiedergegeben wurde.

Somit fällt der Name *feculae* für das Genus *Rhizoglyphus* weg und geht zu den Anoetiden, wobei für die Kartoffelmilbe der Oudemanssche Name *Rhizoglyphus solani* beibehalten bleiben kann.

Außer diesen Tieren von *Hyacinthus*, *Narcissus* und Kartoffel gibt es noch verschiedene andere Arten. Auf importierten Zwiebeln (*Allium cepa*) aus Ägypten wurde z. B. eine Art festgestellt mit einem anders gestalteten Solenidion ω 1, viel länger als der dazu gehörige Dorn. Auf *Lilium* aus Japan wurde hier eine Art eingeführt, welche gekennzeichnet ist durch ein Solenidion ω 2, das nach oben keulenförmig verbreitet ist und somit der Form der oberen Hälfte einer Keulengranne vom Silbergras (*Corynephorus canescens*) ähnlich ist.

Es muß noch abgewartet werden, wieviel Arten bei diesen Untersuchungen herauskommen werden. Wie so oft, ist der Anfang ziemlich leicht. Schon jetzt läßt sich aber jedenfalls sagen, daß der Begriff *Rhizoglyphus echinopus* sich in zwei große Gruppen aufteilt, die man wie untenstehend nebeneinander stellen kann:

	Gruppe des <i>Rh. echinopus</i>	Gruppe des <i>Rh. solani</i>
setae scapulares internae	lang, 40—140 μ	sehr kurz (15 μ) bis fast unauffindbar
setae dorsales 1 und setae humerales internae	lang, ungefähr wie s. sc. int.	sehr kurz, ungefähr 20 μ
setae verticales externae	meist deutlich sichtbar	durchwegs fehlend, bloß angedeutet
Penisvorrichtung	breit gerundet, mit Röhrchen	abgestutzt konisch

Über die Biologie der *Rhizoglyphus*-Arten bleibt noch manches zu untersuchen. Es scheint wohl so zu sein, daß im allgemeinen diese Milben erst auftreten, wenn andere Organismen die Pflanzenteile bereits angegriffen haben. Sie scheinen sich dann von dort vorhandenen Schimmelpilzen und ähnlichen Sachen zu ernähren. Auf völlig gesundem Substrat trifft man sie normal nicht an. Trotzdem gibt es Angaben, daß diese Tiere sich sehr gut auch von gesundem Pflanzenmaterial ernähren und in bestimmten Fällen selbst die primäre Ursache einer Verletzung sein können.

L I T E R A T U R

- FUMOUE, A. & ROBIN, CH., VII. 1868. Observations sur une nouvelle espèce d'Acar. riens du genre Tyroglyphus. J. Anat. Phys. vol. 5, fasc. 3, p. 287—306, tab. 20—21. — GUÉRIN-MÉNEVILLE, F. E., XI. 1845. Note sur les Acariens, les Myriapodes, les Insectes et les Helminthes, observés jusqu'ici dans les pommes de terre malades. Bull. Séa. Soc. roy. et centr. Agric. p. 43—62, 6 tab. — OUDEMANS, A. C., 1. III. 1924. Acarologische Aanteekeningen LXXIV. Ent. Bericht. vol. 6, no. 136, p. 258. — OUDEMANS, A. C., 30. III. 1937. Kritisch-Historisch Overzicht der Acarologie, Brill, Leiden, vol. 3 E, p. 2061—2062, no. 1101, f. 932 & p. 2075, no. 1105, f. 943. — TÜRK, Erich & Friedrich, 1957. Beiträge zur Systematik und Ökologie mitteleuropäischer Acarinen. Band I, Teil 1, Abschnitt 1, Systematik und Ökologie der Tyroglyphiden Mitteleuropas, Leipzig, p. 123—126, f. 73—76.

A DISCUSSION OF SOME AMERICAN ORIBATEI (Acarina: Sarcoptiformes)¹

TYLER A. WOOLLEY²

Department of Zoology, Colorado State University, Fort Collins, Colorado, USA

Introduction

Representatives of nearly all of the principal families of oribatid mites are known to occur in America. The relative abundance or scarcity of these representatives appears to be modified to some degree by the specific environmental requirements of the organisms that limit distribution. The intensity of collections may also be influential.

It is possible to present a discussion of only a few of these families, hence those that have been chosen might prove interesting and provocative without giving a complete survey of the families of American Oribatei.

While this discussion encompasses the whole of North America, it is concerned primarily with the United States, but also includes parts of Mexico, Central and South America. Thus a broader aspect of the term "America" is implied.

Families represented³

The families indicated below are the principal families of oribatids from North America. The Palaeacaridae are rare. The Plateremaeidae and Epactozetidae do not occur in North America. The writer (1960) has cited details of ecology and Sengbusch (1957) prepared a checklist of species.

In the Palaeacaridae, *Acaronychus traghardi* Grandjean, *Gehypochthonius rhadamanthus* Jacot, *Palaeacarus appalachicus* Jacot and *Parhypochthonius aphidinus* Jacot are represented in the United States from isolated collections. *Acaronychus* is perhaps the most interesting of this group because it has such a wide, yet spotty, distribution, ranging from the Belgian Congo to North Carolina and to Colorado.

A few Eulohmanniidae and Epilohmanniidae (*Eulohmannia ribagai* and species of *Epilohmannia* respectively) have been collected in America. One new species of the latter genus from Guatemala is much larger than others of the genus.

Several genera and species of the Hypochthoniidae (part of Enarthronota of Grandjean) are found in America. Among these are species of *Brachychthonius*, *Cosmochthonius* and *Trhypochthonius*. *Hypochthonius rufulus* Koch and *Eniochthonius grandjeani* are examples of European species found in America.

Species of *Nanhermannia* are known from America, three of them first described from Europe. In addition, a bizaare-looking form, *Posthermannia hirsuta* (Hartman) was found in an armadillo nest in Texas.

Lohmanniidae are relatively unknown at present, one or two species having been collected by Banks, and a new one from Missouri. A new species from Guatemala is being described for publication by the writer.

Malaconothridae is represented by *Trimalaconothrus glaber* Michael, and one or two apparently new forms. It is of interest that the largest populations occur in the coldest part of the winter in Colorado.

Camisiidae has many representatives, some European, like *Camisia spinifer*, *C. segnis*, *C. biverrucata*, *Nothrus pratensis*, *N. sylvestris*, and *Platynothrus peltifer*; other

¹ Research supported by funds from the National Science Foundation.

² The writer wishes to acknowledge with gratitude the assistance of Dr. E. W. Baker, who arranged for the loan of slides used in this study.

³ Illustrated by colored slides.

species are apparently new. They are mainly montane in distribution and associated with punk and rotting wood.

Cymberemaeus cymba has a number of relatives in North America which are in a complex of new species that need unravelling. Several new species described by Hammer (1958) from the Andes need to be compared with these North American species.

There are many species of Belbidae and Eremaeidae in America, but there is a real need for comparison with specimens from Europe. Comparisons of *Oppia*, *Eremaeus*, *Suctobelba*, *Gymnodamaeus*, *Belba* and *Metabelba* will be vital to the extension of the exact taxonomy of these families.

Several species of *Carabodes*, *Tectocephus*, *Scutovertex* and *Cepheus* are found in America. *Cepheus corae* Jacot is indigenous. Several new genera in Carabodidae have been collected by the writer and are being described.

Liacarus nitens (Gervais) is a representative of several Liacaridae found in both Europe and America. *Gustavia* sp. and *Zetorchestes* sp. each represents rather bizarre families of mites with highly specialized features.

Among the pterogasterine mites, the Tenuialidae (e. g. *Tenuiala*) appear to be mainly new world species, but the genera *Hafenreferria* and *Hafenreferriella* are exclusively European. The writer and Higgins have some new species from America to be added to their published papers (1955, 1957) on this family.

The pterogasterine families Oripodidae, Oribatulidae and Ceratozetidae have numerous representatives in America, many of which are identical to species found in Europe. Some of these will be discussed later in this paper.

Of the other families of "winged" mites, species of *Oribatella*, *Anachipteria* and *Ophidiotrichus* are examples of the Oribatellidae. Achipteriidae is represented by *Parachipteria*, *Achipteria* and *Fuscozetes*. In the latter family, the writer has observed several new forms which need to be compared with existing species. The Haplozetidae, Pelopidae and Galumnidae have both indigenous species and representatives common to Europe. *Peloribates*, *Xylobates*, *Neogymnobates*; *Pelops*, *Peloptulus*, *Eupelops*, *Lepidozetes*, and *Parapelops*; *Galumna*, *Holokalumma*, and *Allogalumna* are respective examples of these families in America.

Numerous ptychoid oribatids are found in America and represent the families Protoplophoridae, Mesoplophoridae and Phthiracaridae. Both indigenous and European forms are present.

In the studies of oribatids, the aspects of distribution and ecology are becoming more evident. Details are not as complete as comparable studies in entomology, which is attributable to the fact that acarology is a relatively new science. It is important, however, that American and European acarologists accurately identify, describe and illustrate the species and that they cooperate to the fullest in the exchange of specimens for comparison. In as many instances as possible, specimens should be compared—European with American, but particularly American with European to be certain that one is not dealing with variations of a transplanted species. Thus continued and expanded cooperation between European and American acarologists is necessary in order that the whole science may benefit.

Relationships of the Oripodidae

The discussion of the Oripodidae, Oribatulidae and Ceratozetidae was left for this point because of some provocative similarities that demonstrate possible relationships between the families.

Recent comparisons of several species of American Oripodidae from the U. S. National Museum brought to light in an impressive manner certain structural resemblances to some species of Oribatulidae and Ceratozetidae. Over the period of nearly a year the writer has received and studied about one hundred slides. Several new species of Oripodidae and additional species from the other families were found which accentuated the idea of relationship.

Since the family Oripodidae was the principal object of the study, efforts were concentrated on specimens of this group. Many of the slides, however, had multiple mounts of several specimens of *Oripoda* as well as *Scheloribates*, *Eporibatula* and other species. The similarities of some features as seen under this circumstance stimulated the writer to compare them further. The results of this study constitute a part of the subsequent discussion.

When Jacot (1925) proposed the subfamily Oripodinae based on the unique pteromorphs, he included genera from three present-day families. In a later publication (1929), he altered the generic arrangement and included in the same subfamily the genera *Jugatala*, *Jurabates*, *Gymnobates* and *Oripoda*. Baker and Wharton (1952) elevated the subfamily to family rank and added the genus *Cryptoribatula* Jacot. They excluded *Jugatala* as a ceratozetid, however, because of genital setae and cusped lamellae. The writer would also exclude *Jurabates* as a ceratozetid because of its cusped lamellae and lanceolate pseudostigmatic organs. Dr. Sellnick (1959) added *Anoripoda* to the family. He indicated its resemblances to the type genus, *Oripoda*, but said it is similar to *Scheloribates* in other respects.

The type genus, *Oripoda*, was illustrated by Banks (1904), but not described. Ewing (1910) rediscovered, described and explained the circumstances of authorship connected with the type. This problem, however, is included in another paper soon to be published.

Oripoda elongata Banks, 1904 (Figs. 1, 2) is characterized by a prominent anterior project of the pteromorphs, slight ridge-like lamellae, erect, setose interlamellar hairs, procumbent lamellar hairs and a rather smooth, finely granulated hysterosomal surface. Ewing (1910) mentioned the keeled femora and the three tarsal claws, two characters that are very similar in oribatulids and ceratozetids.

Specimens of *Oripoda elongata* examined by the writer included one from the original group designated by Ewing (1910) from elm galls at Ames, Iowa and several from Maryland and three locations in Virginia.

Other new species of *Oripoda* have been discovered by the writer in the series of slides from the National Museum. Three of these are described briefly below for comparison with *Oripoda elongata* and for use in the subsequent discussion.

Oripoda clavata, n. sp. (Figs. 3, 4).

Clavata, setose interlamellar hairs about as long as lamellae with distal grooves; prominent ridge-like lamellae half as long as propodosoma; lamellar and rostral hairs finely setose, incurved; lamellar hairs longer; hysterosomal features as in figure; post-camerostomal apodeme and apodemata I contiguous with genital aperture, anterior half of perigenital ring heavily sclerotized; other ventral features as shown in figure.

Length 300 μ ; width 185 μ .

On Orange fruit from Mexico, at Miami, October 15, 1959, C. Stegmaier, collector.

This species is smaller than *O. elongata* and has pteromorphs, apodemes, and integumental color and surfaces that are similar. It differs mainly in the propodosomal hairs,

particularly the interlamellar hairs, and the ventral apodemes. The interlamellar hairs are constant features common to specimens from several localities in Mexico, Cuba, Trinidad, Jamaica, San Salvador, the Canal Zone, and Colombia and Argentina. The principal variation of this species is the emargination of the pteromorphs, which is more pronounced in the forms from South America and exposes the pseudostigmatic organs.

Oripoda longiseta, n. sp. (Figs. 5, 6).

Elongate, erect, finely setose interlamellar hairs, prominent, blade-like lamellae with slight anterior expansions at insertion of lamellar hairs; slightly emarginate pteromorphs; hysterosomal setae as seen in figure; post-camerostomal apodeme remote from genital aperture; apodemata I and II contiguous with perigenital ring; anal and adanal hairs extremely long and curved.

The long interlamellar hairs and the long, curled anal and adanal setae are diagnostic for this species. The species also differs from *O. elongata* and *O. clavata* in the configuration of the ventral apodemes, but is the same size as *O. elongata*.

Length 414 μ ; width 228 μ .

Collected on unidentified bark from Cuba; at Miami, October 31, 1959, by J. Bache-Wiig. Other specimens were collected from Jamaica, Bermuda, and Honduras.

Exoripoda excavata n. g., n. sp. (Figs. 7, 8).

Heavily sclerotized, pitted integument, dark brown; excavated pteromorphs; robust propodosomal and hysterosomal setae; narrow, blade-like lamellae extending nearly to insertion of rostral hairs.

Lamellar and rostral hairs about same length, finely setose; lamellae narrow, blade-like, two-thirds the length of propodosoma; interlamellar hairs short, erect, setose. Pteromorphs emarginate, exposing pseudostigmatic organs completely; hysterosomal setae longer and more robust than in *O. elongata*, *O. clavata* and *O. longiseta*; integument with elongated pits.

Ventral apodemata as in figure 8, apodemata I and II contiguous with genital aperture; anal covers with one long hair (a: 2); a single pair of long, adanal setae (ada: 3).

Length 571 μ ; width 278 μ .

Collected on unknown wood cuttings from Jamaica at Miami March 20, 1960 by C. Stegmaier. Other specimens were found in Honduras, Panama and Mexico.

In this study the writer was impressed with the similarity of certain Oripodidae to representatives of other families, particularly Oribatulidae and Ceratozetidae. The excavated pteromorphs, keeled femora, tridactyle tarsi, capitate pseudostigmatic organs, ventral apodemata and genital setae provoked thoughts of possible relationships. If just one morphological feature were involved, it might be dismissed as a simple matter of convergence, but similarities of the pteromorphs, lamellae, pseudostigmatic organs, tarsal claws, and apodemata are evidence of at least general relationship.

The oripodids demonstrate a transition of pteromorphal and lamellar form, for example, that seems to grade into or near to Scheloribates. Further possible transition seems to be involved from *Scheloribates* to *Oribatula* into *Eporibatula*, *Liebstadia* (Fig. 9).

With regard to the pteromorphs, it seems possible that the forward extension of the pteromorphal margin to cover the pseudostigmatic organs is a specialization typical of

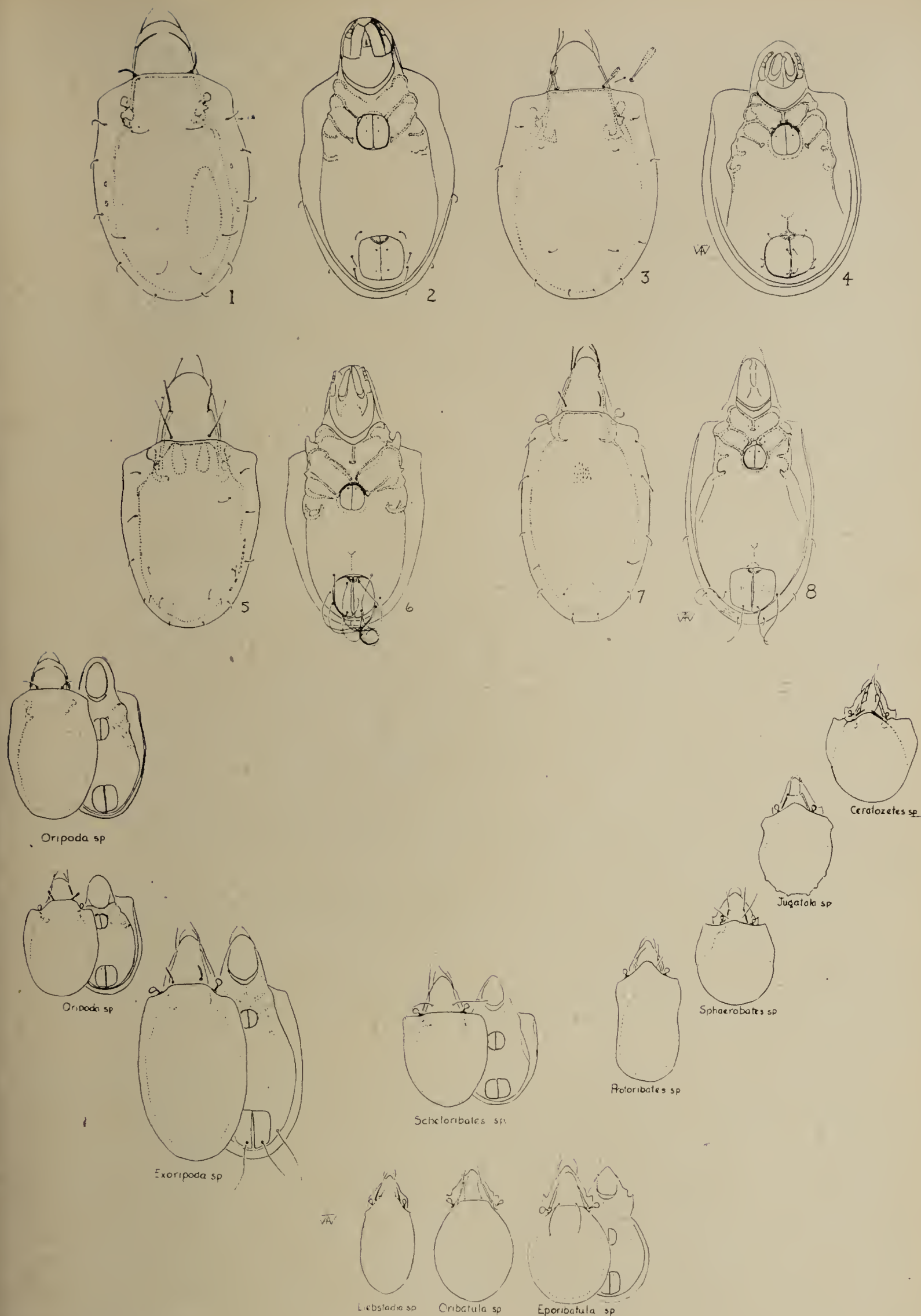


Fig. 1. *Oripoda elongata* Banks, 1904, dorsal aspect; fig. 2. *Oripoda elongata* Banks, 1904, ventral aspect; fig. 3. *Oripoda clavata*, n. sp., dorsal aspect; fig. 4. *Oripoda clavata*, n. sp., ventral aspect; fig. 5. *Oripoda longiseta*, n. sp., dorsal aspect; fig. 6. *Oripoda longiseta*, n. sp., ventral aspect; fig. 7. *Exoripoda excavata*, n. g., n. sp., dorsal aspect; fig. 8. *Exoripoda excavata*, n. g., n. sp., ventral aspect; fig. 9. Schematic arrangement of possible relationships between the families Oripodidae, Oribatulidae and Ceratozetidae as demonstrated by species from each family.

North American Oripodidae and that the emargination is found in South American forms. The pteromorphs in *Scheloribates* that possess capitate pseudostigmatic organs are relatively large shoulder patches, but feasibly represent an intermediate condition between *Oripoda* and the condition of the pteromorphs in *Oribatula*, *Liebstadia*, and *Eporibatula* (Fig. 9), where these organs are reduced to a mere vestigae.

Species in all three of these families exhibit the capitate pseudostigmatic organs (e. g. *Oripoda elongata*, *Scheloribates angulatus*, *Oribatula suramerica*, *Eporibatula gracilis*, *Liebstadia humerata*, *Jugatala tuberosa*, *Protoribates badensis*, *Sphaerobates foveolatus*, *Ceratozetes platyrhinus*, figure 9). As far as the writer knows, this is the only type of pseudostigmatic organ present in the Oripodidae. It may have a particular significance or importance in association with the specific habitat. This provokes the question as to the specific function of the organ and the variations of this function as represented by the myriad kinds of pseudostigmatic organs exhibited by the oribatid mites generally.

The keeled femora and tridactyle tarsi are also found in all three families. In the Oripodidae the three claws are equally stout, whereas in some of the Oribatulidae and Ceratozetidae the central empodial claw is stouter than the lateral claws. Keeled femora are essentially similar in all three groups.

The apodematal structure is basically similar in many of the genera of these groups, although the variations are numerous. The sternal structure of Oripodidae seems to be less rigid and pronounced than in the Oribatulidae and Ceratozetidae. The apodematal structure in each family is adapted to the particular stresses and strains incumbent on the skeletal structures. The relative involvement of the apodematal structures with the genital aperture and the perigenital ring also are different, but exhibit similarities.

The lamellae in both the Oripodidae and Oribatulidae are flat lateral ridges or blades without prominent cusps. In some of the ceratozetids the lamellae are blade-like, also, but these small lamellae are usually cusped. In other ceratozetidae, the broad lamellae are expanded and with prominent cusps. As far as these structures are concerned, there is closer relationship between the Oripodidae and Oribatulidae than between Oribatulidae and the Ceratozetidae.

The number of genital setae is different within each of these families, which might tend to contradict the premise that the families are related. The Oripodidae possess 2 or 3 pairs, the Oribatulidae 4 or 5, and the Ceratozetidae 6. This may be indicative of a shift in two directions from the more generalized oribatulid number of four to a reduced number of 2 or 3 in the Oripodidae and to an increased number of six in the Ceratozetidae (Fig. 9).

As pointed out in a previous paper (Woolley 1956 [1958]), and as Jacot (1925) indicated, in general relationship of these three families, the Oribatulidae seem to constitute a common group from which several others are probably derived. Assuming that *Liebstadia*, *Oribatula* and *Eporibatula* are close to the stem, and primitive, *Scheloribates* is intermediate between them and *Oripodidae* on the one side, and *Protoribates*, *Sphaerobates*, *Jugatala*, and some *Ceratozetes* in the Ceratozetidae on the other. In the opinion of the writer, the Oripodidae may be specialized or modified oribatulids. The Oribatulids probably constitute or are close to the basic stock of these three families, the more specialized Ceratozetids being further removed than the Oripodidae (Fig. 9).

Although somewhat speculative, these preliminary studies of the Oripodidae and apparent relatives in the Oribatulidae and Ceratozetidae confirm the opinion of the writer that there are some strong affinities between these families. This opinion is supported by observations of specimens and evidences reported in the literature.

LITERATURE CITED

- BANKS, Nathan. 1904. A Treatise on the Acarina or Mites. Proc. U. S. N. M. 28: 1—114.
 — EWING, H. E. 1910. The Rediscovery of a Peculiar Genus and Species of Oribatidae. Ann. Ent. Soc. Amer. 3: 209—212. — HAMMER, Marie. 1958. Investigations on the Oribatid Fauna of the Andes Mountains. I. The Argentine and Bolivia. Biol. Skrif. Det. Kon. Danske Vid. Sels. 10 (1): 1—129. — HIGGINS, H. G. and T. A. WOOLLEY. 1957. A Redescription of *Hafenferrefia nitidula* (Banks) and Notes on the Distribution of other Species in the Family Tenuialidae. Jour. N. Y. Ent. Soc. 65: 213—218. — JACOT, A. P. 1925. Phylogeny in the Oribatoidea. Amer. Nat. 59: 272—279. — JACOT, A. P. 1929. Genera of the Pterogasterine Oribatidae. Trans. Amer. Mic. Soc. 48 (4): 416—430. — SELLNICK, Max. 1959. Acarina from Southeastern Polynesia-II (Oribatidae). Occasional Papers of Bernice P. Bishop Museum, Honolulu. 22 (9): 109—152. — SENGBUSCH, Howard. 1957. Checklist of Oribatoid Mites in the Vicinity of Mountain Lake Biological Station, Virginia. Virginia Jour. of Sci. 8 (2): 128—134. — WOOLLEY, T. A. and H. G. HIGGINS. 1955. A Review of the Family Tenuialidae with a Description of a New Species from Colorado and Utah. Bull. Chicago Acad. Sci. 10 (4): 45—60. — WOOLLEY, T. A. 1956 (1958). A Preliminary Account of the Phylogeny of the Oribatei. Proc. Xth Int. Congr. Ent. 1: 867—874. — WOOLLEY, T. A. 1960. Some Interesting Aspects of Oribatid Ecology (Acarina). Ann. Ent. Soc. Amer. 53 (2): 251—253.

THE IMMATURE STAGES OF THE PTILONYSSUS COMPLEX (Acari : Mesostigmata : Rhinonyssidae)

R. W. STRANDTMANN

Texas Technological College, Lubbock, Texas USA

Mites of the *Ptilonyssus* complex are those mesostigmatic nasal mites of birds that have, in the female, a stigma with short peritreme (elongated or circular), small to minute chelae, 5 to 12 deutosternal teeth, no tritosternum or only the vestiges of one, the genital plate always longer than wide, the anal plate always present and with two or three setae and a cribrum, the sternal plate present or absent, three pairs of sternal setae always present, sternal pores present or absent, metasternal setae and pores always absent. The dorsum may have one, two, or three plates. In the latter two cases, the posterior margin of the posterior plate always has two short setae. There is never a pair of long setae at this point.

The male in general is also described by the above, but the chelicerae are always shorter, of uniform diameter and the combined length of the chela and spermatodactyl make up about one fourth of the total length of the chelicera.

As above described, the *Ptilonyssus* complex includes *Ptilonyssus* sensu strictu, *Paraneonyssus*, *Ptilonyssoides*, *Flavionyssus*, *Rochanyssus*, *Travanyssus*, *Rhinonyssoides*, and *Tyranninyssus*. *Vitznyssus* is excluded because it has a fully developed tritosternum. *Flavionyssus* and *Rochanyssus* are both monotypic and immature forms are not known. Both are probably synonyms of *Paraneonyssus*.

No immature forms of *Travanyssus*, which is also monotypic, and probably synonymous with *Ptilonyssus* s. s., were available for this study but de Castro (1948: 277) describes the nymph as follows: "The nymph has two dorsal plates—one podosomal and the other pygidial, and a pair of pygidial setae which are much more developed than the corresponding pair of the adult." (My translation).

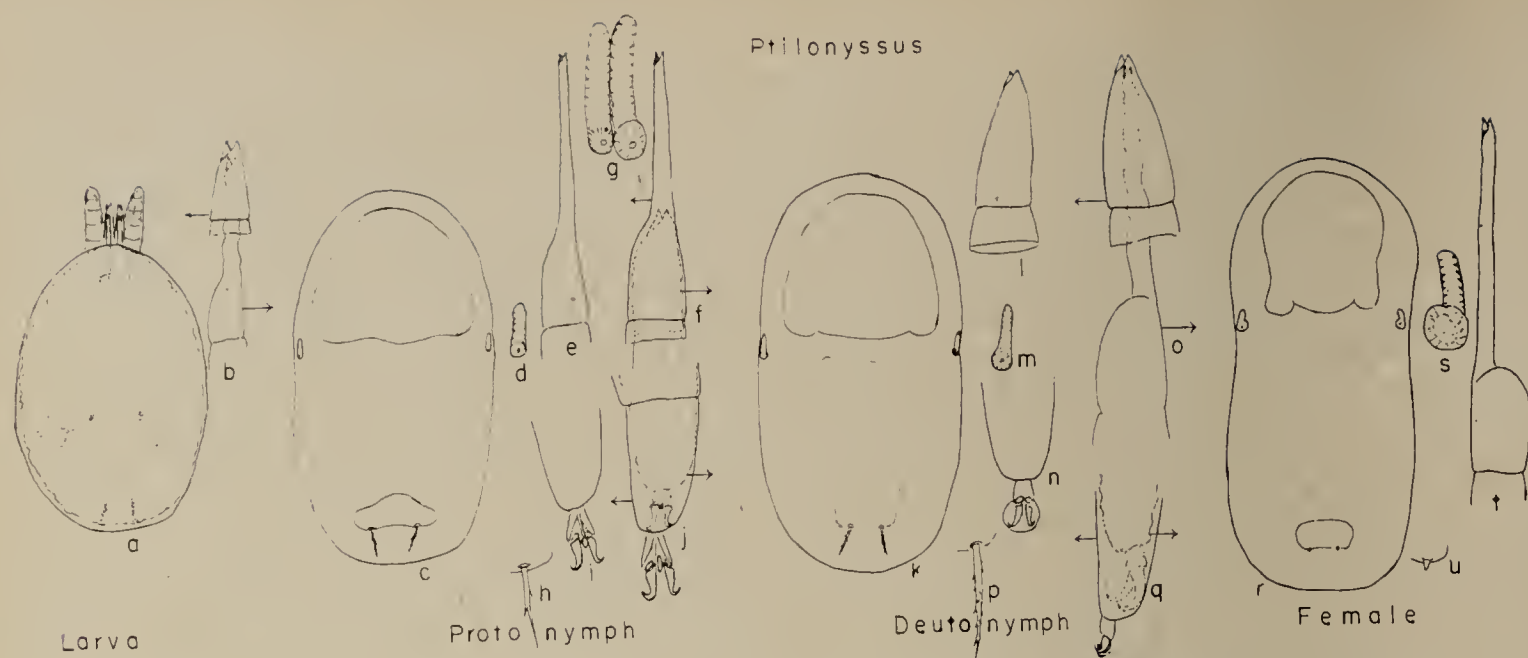


Figure 1. *Ptilonyssus*. Larva: a) dorsal view showing the protonymph already formed; b) proto-nymphal chelicera within the larval chelicera. Protonymph: c) dorsal view; d) peritreme; e) chelicera; f) deutonymphal chelicera formed within the protonymphal chelicera; g) peritremes, protonymph on left, deutonymph on right; h) enlarged pygidial seta; i) claws of tarsus II; j) tarsus II with deutonymphal tarsus within. Deutonymph: k) dorsum; l) chelicera; m) peritreme; n) claws of tarsus II; o) female chelicera within deutonymphal chelicera just prior to moulting; p) enlarged pygidial seta; q) tarsus II just prior to moulting to female. Female: r) dorsum; s) peritreme; t) chelicera; u) pygidial seta.

Strandtmann and Wharton (1958) list nine species of *Rhinonyssoides*, but the only information on immature forms is a brief statement by Pereira and de Castro (1949: 226) who say of *Rhinonyssoides donatoi*: "Deutonymph; dorsal plate very fragile, anal plate as in the adult, claws all equal and quite small, peritreme widest, as in the adult, at the stigmal opening. Protonymph; without plates, peritremes simple, . . . , claws all equal." (My translation.) Nothing is said of enlarged pygidial setae so it is assumed they are not present.

Of the remaining four genera, 71 specimens, representing 22 species were seen, as follows: *Ptilonyssus*, ten species, 31 specimens; *Paraneonyssus*, six species, 19 specimens; *Tyranninyssus*, three species, 12 specimens; *Ptilonyssoides*, three species, 9 specimens all of which were protonymphs. None of the nine protonymphs of *Ptilonyssoides* had enlarged pygidial setae, but in other respects, they fitted the description of the protonymph given below.

The immatures of *Ptilonyssus*, *Paraneonyssus*, and *Tyranninyssus* fit the description given below.

Larva. The larva (proteronymph of authors) is hexapod, lacks stigma and peritreme and has no sclerotized plates. The chaetotaxy is nondescript. The chelicerae are relatively short and thick and the chelae are small and edentate. Obviously the larval stage is one of short duration and does not feed. Indeed it is not unusual to find the protonymph already fully developed within the larva before the larva is born.

Protonymph. The protonymph has a podosomal and a pygidial shield, short peritreme which is not enlarged at the stigmal opening, chelicerae similar to those of the female, and strongly developed tarsal claws. It is quite obviously a feeding stage. The pygidial plate bears on its posterior margin a pair of long, sparsely barbed setae. In some few cases, however, these setae are not noticeably elongated, but are only slightly heavier than in the female.

Deutonymph. The deutonymph always has a podosomal plate but the opisthosomal plate may be lacking. When present, it is always large, as in the female of

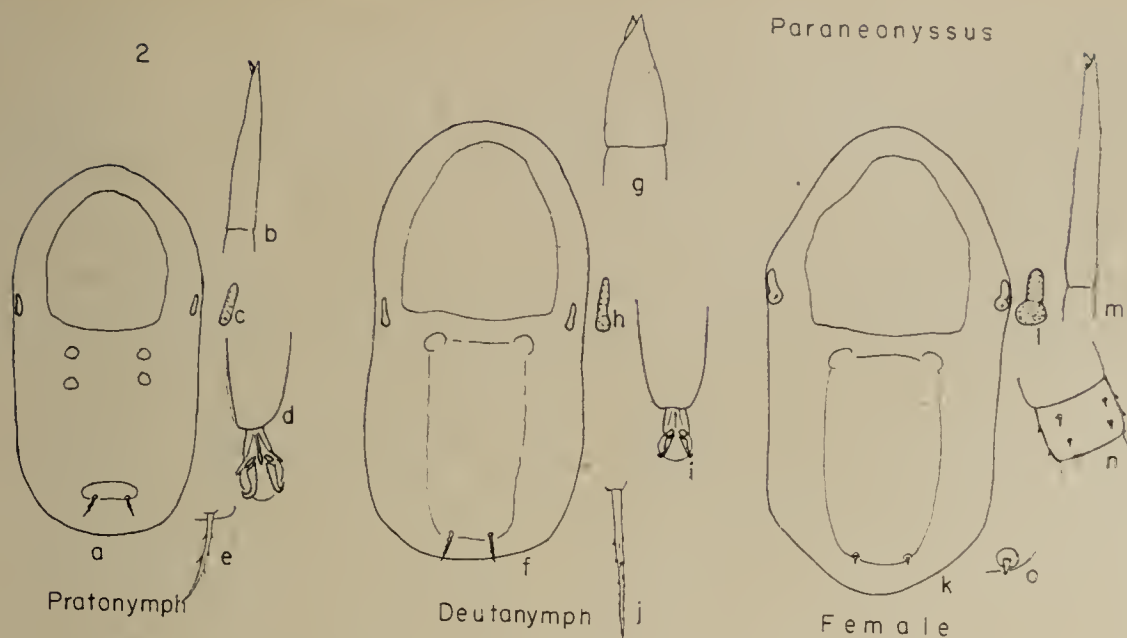


Figure 2. *Paraneonyssus*. Protonymph: a) dorsum; b) chelicera; c) peritreme; d) claws of tarsus II; e) enlarged pygidial seta. Deutonymph: f) dorsum; g) chelicera; h) peritreme; i) claws of tarsus II; j) enlarged pygidial seta. Female: k) dorsum; l) peritreme; m) chelicera; n) dorsum of genu III; o) pygidial seta.

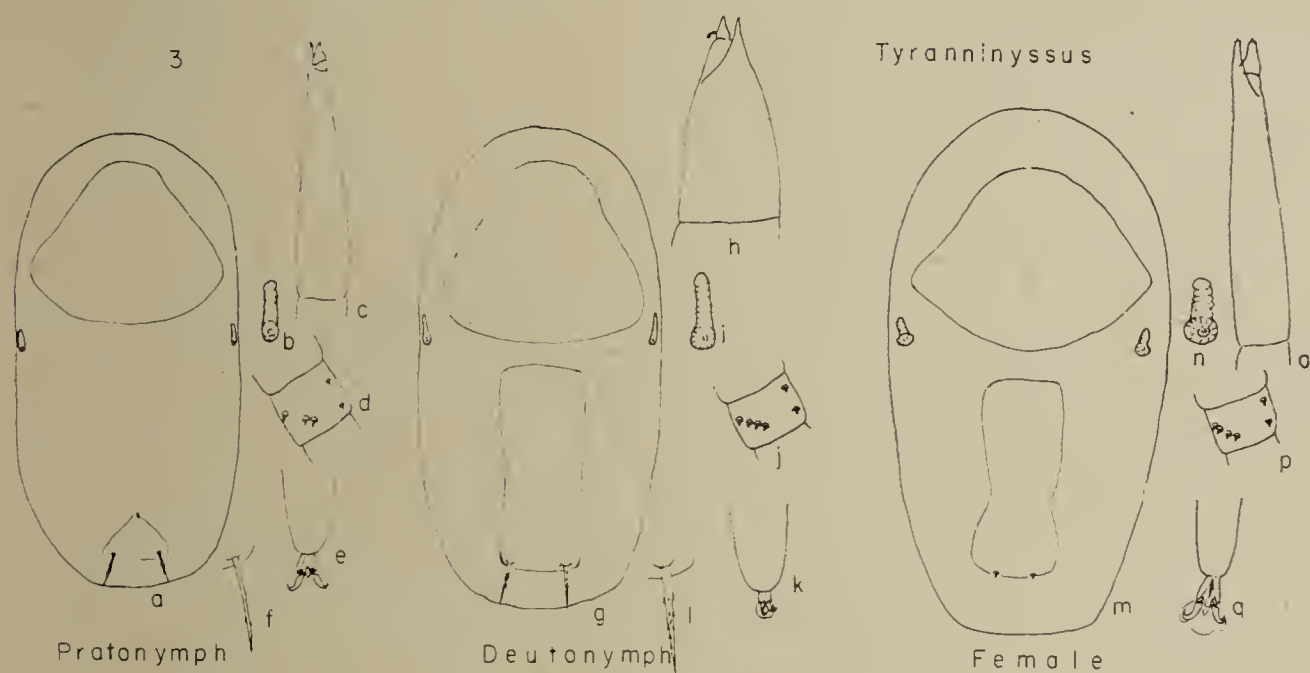


Figure 3. *Tyranninyssus*. Protonymph: a) dorsum; b) peritreme; c) chelicera; d) dorsum of genu III; e) claws of tarsus II; f) enlarged pygidial seta. Deutonymph: g) dorsum; h) chelicera; i) peritreme; j) dorsum of genu III; k) claws of tarsus II; l) enlarged pygidial seta. Female: m) dorsum; n) peritreme; o) chelicera; p) dorsum of genu III; q) claws of tarsus II.

Paraneonyssus, but it is never sharply defined. The peritreme is slightly enlarged around the stigmal opening. The tarsal claws are smaller than they are in the protonymph. The pygidial setae are longer and heavier than in the protonymph and more thickly barbed. The chelicerae are larval, that is they are short, thick, and with weak endentate chelae. This stage also is obviously a nonfeeding stage. We saw both types of deutonymphs—those that were moulting into females and those that were moulting into males. No differences were apparent.

DISCUSSION

The immature stages of *Ptilonyssus* sensu strictu, *Paraneonyssus*, and *Tyranninyssus* are very similar. It is at present impossible for this writer to differentiate the larvae of the three groups. The protonymphs of *Ptilonyssus* can be rather easily placed by the shape of the chelicera, which are abruptly swollen at the base. *Paraneonyssus* and *Tyranninyssus* have gradually tapered chelicerae, but *Tyranninyssus* can be separated from *Paraneonyssus* on the

basis of the oblique row of setae on genu III. But it should be noted that the protonymph has only three, rather than four such setae.

Deutonymphs cannot be placed consistently into their proper genus on the basis of presently known criteria, with the exception of *Tyranninyssus* which has the row of four oblique setae on genu III.

Interestingly enough, specific features, such as the number and arrangement of deutosternal setae, palp-tarsal setae, and chaetotaxy of the legs are rather consistent throughout the two nymphal stages and the male and female, so that it is possible to correctly assign the nymphs of most species, in spite of the fact that they show no generic differentiation.

On the basis of present information available on immature forms, *Ptilonyssus*, *Paraneonyssus*, *Tyranninyssus* and *Flavionyssus* are very closely related. *Ptilonyssoides* and *Rhinyssoides* are perhaps more distantly related.

LITERATURE CITED

- CASTRO, Maria Pereira de. 1948. Reclassification of genera of the family Rhinonyssidae and description of some new species. *Arquivos do Instituto Biologico* 18: 253—284. — PEREIRA, C. and M. P. CASTRO. 1949. Revision of the subfamily "Ptilonyssinae", and description of some new species. *Arquivos do Instituto Biologico* 19: 217—235. — STRANDTMANN, R. W. and G. W. WHARTON. 1958. A manual of mesostigmatic mites parasitic on vertebrates. Contribution No. 4 of The Institute of Acarology, University of Maryland, College Park. U. S. A. 330 pages, 96 plates.

DISCUSSION

A. FAIN: Had you the opportunity to study the male of these genera in relation with characters of the nymphs? Perhaps they would give additional data in the (dorsal scuta etc.) classification of the group.

SULLA TERMINOLOGIA DEGLI STADI POSTEMBRIONALI DEGLI ACARI

MINOS MARTELLI

Direttore dell'Istituto di Entomologia agraria dell'Università di Milano

Ho avuto occasione di occuparmi, di recente, dello studio etologico di alcuni Acari (*Tetranychidae* in particolare); ho così potuto constatare come non tutti gli acarologi usino i medesimi termini per indicare i diversi stadi che le forme giovanili attraversano prima di divenire immagine.

Generalmente si indica con il nome di larva l'individuo esapodo che schiude dall'uovo e di ninfe (proto-, deuto-, tritoninfa) quelli successivi, pure mobili, ma forniti di 4 paia di zampe. Tali stadi si alternano con altri di quiescenza o di crisalide diversamente denominati: si ha così una ninfocrisalide fra la larva e la protoninfa e, successivamente, una deuto-, una trito- ed una teleiocrisalide (uno o più di tali stadi possono però scomparire).

Orbene io penso — ma nel fare la proposta devo sottolineare che anche altri Autori hanno cercato, sia pure per inciso, di raggiungere il medesimo fine — che sia possibile

semplificare tale nomenclatura un po' complicata senza nuocere alla chiarezza dei riferimenti.

Se si ammette, e non si può negare, una certa analogia fra lo sviluppo postembrionale degli Acari e degli Insetti — in particolare quello degli Eterometaboli — potrebbero essere generalizzate agli Acari le proposte di terminologia zoologica enunciate da Grandi (Nuove proposte nella terminologia zoologica, Mem. R. Acc. Sc. Istit. Bologna, s. X, t. II, 1944—45, 7 pp.; cfr. p. 4) ed accettate oggi da molti cultori di Entomologia perchè semplici, pratiche e funzionali.

Il termine di *larva* per indicare l'individuo della 1^a età può essere conservato: esso trova la sua giustificazione (*larva* in latino significa « maschera ») nella riduzione del numero delle zampe da 8 (come nella maggior parte degli stadi postembrionali e degli adulti degli Acari) a 6 (come negli Insetti). Al contrario il termine di *neanide* (sensu Grandi) potrebbe essere sostituito a quello di *ninfa* per indicare le forme giovanili con 8 zampe e simili all'adulto ma di dimensioni ridotte. A giustificazione della modifica va ricordato che in Entomologia — sempre sensu Grandi — il nome di *ninfa* è usato per indicare i giovani forniti di abbozzi alari, mentre quello di *neanide* è riservato a quelli che ne sono sprovvisti.

Per quanto riguarda gli stadi quiescenti degli Acari, il termine *crisalide* non è accettabile. A parte il fatto che « *crísallis* » in greco significa « dorato », esso è oggi unanimemente usato, in senso restrittivo, per gli stadi pupali dei Lepidotteri, con particolare riguardo a quelli che manifestano riflessi dorati.

Le espressioni di *ninfocrisalide*, di *deutocrisalide*, e di *teleiocrisalide* attualmente usate dagli acarologi potrebbero essere, più propriamente e semplicemente, sostituite — come hanno fatto talvolta alcuni specialisti quali Berlese (1897—1899) e, più recentemente, McGregor (1950) e Mathys (1957) — con quelli di 1^a, 2^a e 3^a muta (*ecdysis*). La muta non si riferisce infatti soltanto al mutamento della cuticola, ma riguarda anche una serie di modificazioni e di complessi fenomeni morfologici e fisiologici, che si riscontrano anche negli Acari.

Concludendo, io penso che, analogamente a quanto è stato adottato in Entomologia, gli stadi postembrionali degli Acari possano essere indicati più semplicemente, a partire dall'uovo, con i termini di *larva* e di *neanide* (della 1^a, 2^a e 3^a età), separati l'uno dall'altro da altrettante mute distinte con numeri ordinali (1^a, 2^a, 3^a etc.).

DISCUSSION

PANOUSE: Il est très difficile d'affirmer que les stades post-embryonnaires des Acariens sont équivalents à ceux des Insectes. Il paraît donc peu souhaitable de réutiliser pour les Acariens les termes employés chez les Insectes. Il serait sans doute préférable de créer de nouveaux mots.

MARTELLI: J'ai dit qu'il y a une certaine analogie entre les stades post-embryonnaires des Acariens et des Insectes, pas qu'ils sont équivalents. C'est tout à fait souhaitable que les Acarologistes proposent des nouveaux termes, qui soient simples et qui puissent éviter des confusions.

ON MILLIPEDES AND CENTIPEDES FROM TAIWAN, CHINA

YU-HSI MOLTZE WANG

Most of the Millipedes and the Centipedes upon which this paper is concerned was collected by the author from expeditions to Yan Min Shan, Moh Sah, and Rai Wu at Taipei, Tschow Pan Shan at Tao-Yuan, King Shan, and Pei Tou Tse at Kee Lung, Tso Tsan and Yu Li at Hualien, and Ping Long and Tse Peng at Taitung. The small collections of the materials were sent to the author from Ilan by Mr. Chu-fa Tsai, from Hsin Tso by Mr. Chu-ching Fu and Mr. Kuo Chen Shan, from Shirin by Mr. Chin Siang Wang, from Chang-Hua by Mr. Chin-cheng Chen, from Ho Hwan Chi by Mr. Hung Chia Yang, and from Kwan-Yin Shan by Mr. Li-Tang Kuo.

CLASS DIPLOPODA — MILLIPEDES

1. Order Polydesmida

1. Fam. Strongylosomidae

1. *Kronopolites ralphi* Wang 1958, 1 male, 31 mm in length, 1 female, 34 mm in length, taken from Mount Dah-Teng Shan, Yan Ming Mts. Taipei on May 16, 1959.

2. *Orthomorpha coarctata* Saussure 1860, 2 males and 5 females, 11—20 mm in length, taken from Tso-Tsan, Huan Lien, on Aug. 5, 1959; 12 females, 1 immature and 6 males, 10—21 mm in length, also 2 females, 2 males, all immature, 7 mm in length, 18 segments distinguished, 2 apodous, taken from Botanical Garden, Nan-hai Road, Taipei on Dec. 6, 1959.

3. *Oxidius* (*Kalorthomorpha*) *gracilis* Koch 1847, 2 females, 16—22 mm in length, taken from Rai-Wu, Taipei on June 15, 1959; 5 males and 26 females, 13—20 mm in length, taken from Ilan by Mr. Chu-Fa Tsai on May 6, 1959; 6 females, 19—21 mm in length, taken from Shirin, Taipei by Mr. Chin-Siang Wang on May 6, 1959; 6 males and 17 females, 14—22 mm in length, taken from Yan Ming Shan to Tze Shan, to Pei Tou and to King Shan on May 16—18, 1959; 16 females, 15—20 mm in length, taken from Chang-Hua by Mr. Chin-cheng Chen on Aug. 27, 1959; and 1 female, 22 mm in length, taken from Moh Sah, Taipei on October 10, 1959.

4. *Oxidius* (*Kalorthomorpha*) *circofera* Verhoef 1931, 6 males and 1 female, 25 mm in length, taken from Chang-Hua by Mr. Chin-cheng Chen on Aug. 27, 1959.

5. *Oxidius* (*Kalorthomorpha*) *nordenskioldi* Attems 1909, 2 females, 14 and 19 mm in length, taken from Tschow Pan Shan, Tao Yuan, on May 5, 1959; 2 females, 11 and 16 mm in length, taken from Hsin-Tschow, by Mr. Chu-Chin Fu on April 4, 1959.

6. *Oxidius* (*Varyomorpha*) sp., 1 female, 12 mm in length, taken from Tschow Pan Shan, Tao Yuan on May 5, 1959.

7. *Aponedyopus jeanae* Wang 1958, 3 females, 32—40 mm in length, taken from Tschow Pan Shan, Tao Yuan on May 5, 1959.

8. *Chamberlinius hualienensis* Wang 1956, 1 male immature and 7 females, 10—18 mm in length, taken from Yu-li, Hualien, on Aug. 8, 1959; 3 males and 3 females, 35 mm in length, taken from Ping Long and Tse Peng, Taitung in August 1959.

2. Fam. Eurydesmidae

9. *Rhysodesmus cohaesivus* Wang 1958, 1 female, 40 mm in length, taken from Sze Tou Shan, Hsin Tschow by Mr. Kuo-cheng Shan on April 2, 1959; also 1 female, 50 mm in length, taken from Wu Tze Shan, Hsin Tschow by Mr. Chu-Chin Fu on April 3, 1959.

10. *Pachydesmus attemsi* sp. nov. (Fig. 1).

Body 40 mm in length, 9 mm in breadth; light yellowish brown in coloration, often with dark dorsal line.

Head, antennae, tergites and sternites glabrous; legs bristled; cauda bristled, overlapped the anal plate; neck as wide as the following tergites but longer than all of them; the anterior angles of the para-nota rounded, the borders of them slightly swollen but straight in outline, the posterior angles of them, first three rounded, others more or less projected and pointed; sternites without para-pleura (pleural keels); on the third and fourth sternacoxa, each with a pair of small projections, blackish; prefemur of legs with a cone; cauda triangular, pointed; anal plates, the middle one smaller than other two.

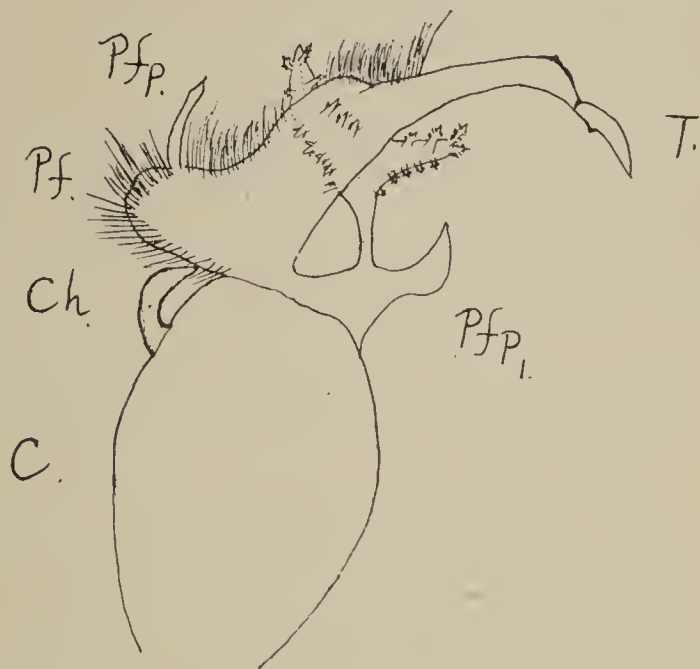


Fig. 1. *Pachydesmus attemsi*.

C — Coxa; Ch — Coxal horn; Pf — Praefemur; Pfp — Praefemur process; Pfp₁ — Praefemur process II
T — Telopodite.

The gonopod: (Fig. 1) Coxa as usual, (C) with coxal horn; prefemur bristled, (Pf) with two processus, one small (Pfp), other one (Pfp₁) two-lobed, one lobe large, triangular and spinous; telopodite (T) distinguished from prefemur.

It differs from all of the four american *Pachydesmus* and the one korean species, being the structure of the gonopode, in which there is a large triangular and spinous lobe on the prefemur process. Otherwise, it differs from *P. crassicutis* (Wood), *P. intaminatus* (Karsch), *P. bazanensis* Takakuwa and *P. retrorsus* Chamberlin in coloration and in size; it differs from *P. laticollis* (Attems) in size, in coloration and the nuchal plate being small instead of a very broad one.

The type specimen was collected from Sah Mao Shan, Yan Ming Mountain on May 16, 1959, another one was collected from Fu Shu Shan, Yan Ming Mts on May 18, 1959, maimed.

As in honor of the great authority on Myriapod, the late Doctor Graf Attems in Vienna, it is named after him.

3. Fam. *Polydesmidae*

11. *Epanerchodus orientalis orientalis* Attems 1901, 1 female, 17 mm in length, taken from Sah Mao Shan, Yan Ming Mountain on May 17, 1959.

2. Order *Julida*4. Fam. *Julidae*

12. *Fusiulus* sp. 1 female, 15 mm in length, 48 bodysomites, taken from Ilan by Mr. Chu-Fa Tsai on May 6, 1959; 1 female, 25 mm in length, 57 body somites; 1 female 1 mm in length, 43 bodysomites, taken from Shirin, Taipei by Mr. Chin-Siang Wang

on May 6, 1959; 4 females, 16—25 mm in length, 49—56 bodysomites, 1—3 apodous, taken from Yan Ming Mountains on May 16, 1959; 1 female, 20 mm in length, taken from Moh Sah, Taipei on Oct. 10, 1959, 51 bodysomites, 2 apodous.

3. Order Spirobolida

5. Fam. Trigonilidae

13. *Spirobolellus takakuwai* Wang 1960, 13 males, 10 females, all immature; 28 bodysomites-stage, 4 apodous, 6 without pores; 36 bodysomites-stage, 4 apodous, 5 without pores; 38—44 bodysomites-stage, 3 apodous, 3 without pores; juvenile stage with 48 segments; all of them only the anterior gonopodes appeared; very abundant under rotten wood in the botanical garden, Taipei, taken from this garden on Dec. 6 and Dec. 23, 1959.

6. Fam. Spirobolidae

14. *Prospirobolus joansi* (Broleman) 1896, 2 females, 95—102 mm in length, taken from Ilan by Mr. Chu-Fa Tsai on May 6, 1959; 1 female, 85 mm in length, taken from Lin Tou, Yan Ming Mountains on May 18, 1959.

CLASS CHILOPODA — CENTIPEDES

1. Order Geophilida

1. Fam. Mecistocephalidae

1. *Mecistocephalus* (*Mecistocephalus*) *rubriceps* Wood 1863, 2, both 45 mm in length, taken from Yan Ming Mountains on May 16, 1959; 2, both 47 mm in length, taken from Kwan-Yin Mountains in Nov. 1959 by Mr. Li-Tang Kuo.

2. *Mecistocephalus* (*Brachyptyx*) *mirandus* Pocock 1895, 1, 101 mm in length, taken from Ilan on May 6, 1959 by Mr. Chu-Fa Tsai; another one, 105 mm in length taken from Fu Su Shan, Yan Ming Mountains on May 16, 1959.

2. Order Scolopendridae

2. Fam. Scolopendridae

3. *Scolopendra subspinipes multidens* Newport 1844, 1, 91 mm in length, taken from Ping Long, Taitung in Aug. 1959.

4. *Scolopendra subspinipes multilans* Koch 1878, 1, 90 mm in length, taken from Mts Tschow Pan Shan on May 4, 1959; 1, 69 mm in length, taken from Tah-Teng Shan, Mts. Yan Ming Shan, in May 1959; 2, 98 and 100 mm in length, taken from Kwan Yin Shan on Nov. 1, 1959.

5. *Scolopendra subspinipes subspinipes* Leach 1815, 1, 82 mm in length, taken from Fu Shu Shan, Mt. Yan Ming Shan in May, 1959; 2, 82 and 100 mm in length, taken from Ilan on May 6, 1959 by Mr. Chu-Fa Tsai.

6. *Scolopendra subspinipes* L. 1758, 1, 50 mm in length, taken from Ho-Whan Chi, Taichung on Oct. 17, 1959 by Mr. H. C. Yang.

7. *Scolopendra morsitans* L. 1758, 2, 42 mm and 72 mm in length, taken from Tso Tsan, Hualien in Aug. 1959; 1, 93 mm in length, taken from Li Chia village, Taitung by Mr. Chi-Sing Cheng on July 20, 1959; 1, 57 mm in length, taken from Taipei, by Mr. Li-Tang Kuo.

8. *Scolopendra* sp. 1, 45 mm in length, maimed, taken from Kwan Yin Shan on Nov. 1, 1959 by Mr. Li-Tang Kuo.

3. Fam. *Otostigmidae*

9. *Otostigmus aculeatus* Haasse 1887, 2, 26 and 40 mm in length, taken from Ping Long, Taitung in Aug. 1959; 2, 33 and 50 mm in length, taken from Tze-Peng, Taitung in Aug. 1959; 4, 32 to 49 mm in length, taken from Yu-Li, Hualien, in Aug. 1959; 1, 42 mm in length, taken from Tso Tsan, Hualien in Aug. 1959; 2, 21 and 31 mm in length, taken from Wu-Ko, Hsin Tsou, on April 5, 1959 by Mr. Chu-Chin Fu.

10. *Otostigmus malayanus* Chamberlin 1914, 1, maimed taken from Yu-Li, Hualien in Aug. 1959.

11. *Otostigmus insularis* Haasse 1887, 1, 50 mm in length, taken from Taipei in Aug. 28, 1959; 1, 45 mm in length, taken from Taipei in April 23, 1959 by Miss Jean C. C. Shieh.

12. *Rhysida nuda nuda* Newport 1844, 1, 50 mm in length, taken from Wu-Ko, Hsincho, on April 5, 1959 by Mr. Chu-Ching Fu; 1, 55 mm in length, taken from Taipei on Sept. 26, 1959 by Mr. Yih-Peh Chow.

4. Fam. *Cryptopidae*

13. *Otoscriptos sexspinosus* Say 1821, 1, 24 mm in length, taken from Sze Ling on May 6, 1959.

3. Order *Lithobiida*5. Fam. *Lithobiidae*

14. *Lithobius trichopus* Takakuwa 1941, 1, 12 mm in length, taken from Kwan Yin Shan in Nov. 1959, by Mr. Li-Tang Kuo.

15. *Bothropolys imaherensis* Verhoeff 1941, 1, 15 mm in length, taken from Po-Tou-Tse, Keelung on Oct. 24, 1959.

16. *Bothropolys asperatus* Koch, 1878, 3, 19—20 mm in length, taken from Botanical Garden, Nan Hai Rd., Taipei, in Dec. 1959, very abundant there under the rotten wood.

4. Order *Scutigerida*6. Fam. *Scutigeridae*

17. *Thereuopoda clunifera* Wood 1862, 1, 30 mm in length, taken from Kwan Yin Shan in Nov. 1959 by Mr. Li-Tang Kuo.

SEKTION Ig

PALÄONTOLOGIE

PALÄOZOISCHE INSEKTEN IN DER TSCHECHOSLOWAKEI

JARMILA KUKALOVÁ

Paläontologisches Institut der Karls-Universität, Prag

Die Forschung der paläozoischen Insekten in der Tschechoslowakei kam vor allem im Laufe der letzten fünf Jahre, in denen neue reiche Fundorte entdeckt und alte Sammlungen verarbeitet wurden, zur Entfaltung. Ältere Forscher (A. Fritsch, J. Kušta, O. Novák usw.) widmeten den fossilen Insekten nur kurze Abhandlungen, die vor allem die Ordnung *Blattodea* betrafen.

Auf dem Gebiet der Tschechoslowakei sind sowohl im Karbon als auch im Perm bedeutungsvolle Fundorte. Im Karbon des oberschlesischen Beckens (Namur B—C) befindet sich eine der ältesten bekannten Lokalitäten mit verschiedenartiger Entomofauna. Von dort stammt die älteste bekannte Libelle *Erasipteron larischi* Pruvost, 1933, die durch die Freundlichkeit des Herrn Prof. Gross von der Humboldt-Universität Berlin, ich zu studieren Gelegenheit hatte. Es gelang mir auf einigen Stellen zwischen den Queradern Reste von *Archedictyon* festzustellen, was ein wichtiger Beweis ist, daß auch bei den Libellen die Queradern durch Reduktion aus dem *Archedictyon* entstanden sind.

Die alte paläozoische Ordnung *Palaeodictyoptera* ist hier durch die Familie *Breyeriidae* Handl., *Spilapteridae* Handl. (die älteste bekannte Art) und *Röchlingiidae* Guth. vertreten. Bei der Familie *Breyeriidae* Handl. wurde in dieser Ordnung zum erstenmal ein Praecostalfeld festgestellt, die andere Familie wieder bringt interessante Erkenntnisse über die Anwesenheit sowohl von starken und weiten als auch von feinen und dichten Queradern. Der wertvollste Fund ist aus der Familie *Röchlingiidae* Guth., da der Vorderflügel die Basalskleriten erhalten hat — der erste Fund dieser Art bei den *Palaeodictyopteren*. Dadurch wurde der direkte Beweis vom palaeopterischen Charakter dieser Ordnung gebracht. Durch einen Vergleich mit den Basalskleriten der Libellen habe ich festgestellt, daß es möglich ist, sie miteinander gut zu homologisieren. Während die Basalskleriten bei den *Palaeodictyopteren* noch isoliert sind, sind sie bei den Odonaten in eine Radioanalplatte zusammengewachsen (Abb. 1). Die Beziehungen zwischen diesen zwei Ordnungen sind noch nicht völlig gelöst worden, aber es zeigen sich weitere Möglichkeiten ihrer Lösung.

Aus dem Namur B—C des oberschlesischen Beckens stammt weiter eine Serie der Vertreter der Familie *Paoliidae* Handl. (*Paraplecoptera*), die große Bedeutung für die Phylogenie der mit Plecopteren verwandten Formen hat.

Andere Fundorte der paläozoischen Insekten sind im Karbon von Westböhmen (Westfal), hauptsächlich im idealen Fossilisationsmedium der Kanelkohle von Nyrzany. Von den *Palaeodictyopteren* wurde hier zum Beispiel ein Vertreter der Familie

Spilapteridae Handl. mit bunten Flecken auf den Flügeln gefunden. Der wertvollste Fund ist ein perfekt erhaltener Kopf eines Schaben aus der Familie *Archimylacridae* Handl., der beweist, daß sich die Mundteile dieser Ordnung im Laufe von mehr als 200 Millionen Jahren nicht geändert haben. Außerdem wurden hier bei den Schaben verlängerte Tarsen entdeckt, die wahrscheinlich die Bewegung der Insekten auf der weichen Oberfläche der Karbonsümpfe erleichterten. Von der außergewöhnlichen Entwicklung und morphologischen Differenzierung dieser Ordnung im Karbon zeugen auch die Funde der Tibien, die mit Reihen breiter Dorne versehen sind.

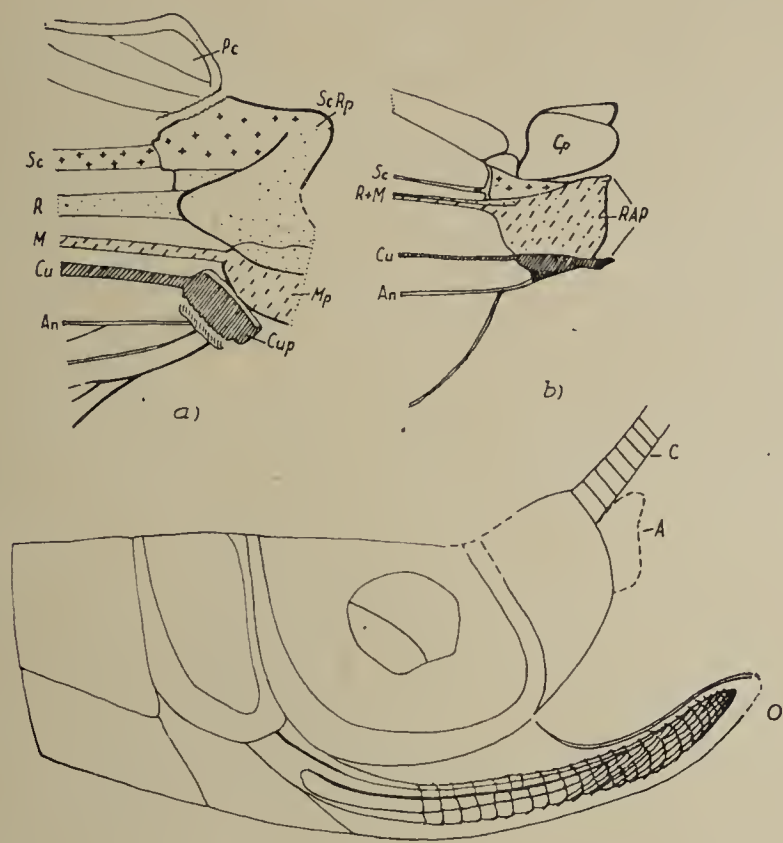


Abb. 1. a) Flügelbasis einer Paläodictyoptera (*Ostrava nigra* Kukalova, 1960). Oberkarbon, Namur B-C, Tschechoslowakei. Orig.; b) Flügelbasis eines Anisopteron (Odonata). Rezent. Nach W. Tannert. Cp—Costalplatte; Cup—Cubitalplatte; Mp—Medialplatte; Pc—Praecostalfeld; RAP—Radioanalplatte; ScRp—Subcostoradialplatte.

Abb. 2. Ende des Abdomens einer Megasecoptera; A—Analplatten; C—Cerci; O—Ovipositor. Unteres Perm, Tschechoslowakei, Orig.

Im unteren Perm von Mähren wurde in den letzten Jahren eine Reihe neuer Fundorte entdeckt. Sie sind von großer Bedeutung für die Paläogeographie und für die Feststellung der Migrationsrichtung der Fauna, da sie außer den zahlreichen Fundorten der UdSSR und des Kansas (USA) die einzigen in Mittel- und Westeuropa sind, die eine reiche und verschiedenartige Fauna haben. Auf übrigen europäischen Fundorten sind vor allem Schaben zu finden, die jedoch bei den heutigen Kenntnissen für diese Forschung von geringer Bedeutung sind.

Die Bearbeitung der gesamten permischen Funde in der Tschechoslowakei ist noch lange nicht abgeschlossen. Es ist jedoch klar, daß die Fauna — selbst wenn sie spezifische Züge durch das Vorkommen neuer Familien aufweist — sowohl amerikanischen als auch russischen Familien und Gattungen, manchmal sogar Arten, verwandt ist.

Von den Palaeodictyopteren sind im unteren Perm der Tschechoslowakei Vertreter der Familie *Calvertiellidae* Mart., die ich für eine Superfamilie betrachte, und *Spilapteridae* Handl. vorhanden. Aus der Ordnung *Megasecoptera* wurden zahlreiche Flügel entdeckt, unter anderen zwei vollständige Exemplare, an denen zum erstenmal festgestellt werden konnte, daß die Megasecoptera ein breites Rostrum, einen säbel-

artigen Ovipositor, der aufgerauht und mit nach vorne gerichteten Haaren versehen ist, und vielleicht eine Wachsdrüse hatten.

Von den Libellen wurde außer Bruchstücken ein vollkommener Flügel einer neuen Gattung aus der Familie *Kennedyidae* Till. (*Protozygoptera*) entdeckt, zum erstenmal auch mit der Basis.

Unter den zahlreichen Funden aus der ausgestorbenen Ordnung *Miomoptera* waren auch Funde ganzer Körper mit ungewöhnlich geartetem Meso- und Metathorax, die mit markanten seitlichen Ausläufern versehen sind. Die Ordnung *Psocoptera* ist selten vertreten.

Von den Vorgängern der rezenten *Orthopteren* kommen die Vertreter der Familie *Oedischiidae* Handl. und *Permelmcanidae* Šarov vor. Von Ordnungen, die den gradflügligen Insekten nahestehen, sind zahlreiche Angehörige der Ordnung *Caloneuroidea* und *Paraplecoptera* (*Liomopteridae* Sell.) zu finden. Bei der Familie *Blattinopsidae* Bolton wurde ein Ovipositor entdeckt, der am Ende mit feinen Querspalten, ähnlich wie bei manchen Acridioideen, versehen ist.

Bei der Ordnung *Protelytroptera* führte die Entwicklung der Vorderflügel zur Elytrifikation. Die neue Familie aus Mähren hat zwischen den Adern ein stark entwickeltes Archidictyon und hat daher gegenüber den anderen einen altertümlichen Charakter.

Aus der Ordnung *Coleoptera* wurde ebenfalls eine neue Familie mit einem breiten Rand um die Elytren gefunden. Es handelt sich um Vertreter der ältesten bekannten Käfer. Sie sind alle verwandt den rezenten Cupediden. Die Käfer gehören in diesem Gebiet zu den seltensten Funden, und es wurden bisher nur fünf Exemplare entdeckt.

Weitere Ordnungen, die im unteren Perm der Tschechoslowakei vorkommen (*Homoptera*, *Panorpata*, *Blattodea*, *Odonata*, *Paraplecoptera* usw.), sind bisher noch nicht genauer verarbeitet worden. Es ist jedoch klar, daß auch sie neue morphologische und phylogenetische Erkenntnisse bringen werden.

L I T E R A T U R

- KUKALOVÁ, J.: *Permoedischia* n. g. (Protorthoptera) and *Moraviptera* n. g. (Palaeodictyoptera) from the Moravian Permian. — Sborník ÚÚG, odd. paleont., S. 541—575, Praha 1954.
 — KUKALOVÁ, J.: *Archimylacridae* Handlirsch (Blattodea) of the Carboniferous of Bohemia. — Universitas Carolina, Geologica vol. 1, No. 1, S. 131—163, Praha 1955. — KUKALOVÁ, J.: On Czechoslovakian *Spilapteridae* Handlirsch (Insecta-Palaeodictyoptera). — Acta Univ. Carolinae, Geologica, No. 3, S. 231—240, Praha 1958. — KUKALOVÁ, J.: *Paoliidae* Handlirsch (Insecta-Protorthoptera) aus dem Oberschlesischen Steinkohlenbecken. — Geologie, Jhrg. 7, H. 7, S. 935—959, Berlin 1958. — KUKALOVÁ, J.: *Breyeria barborae* n. sp. (Insecta, Palaeodictyoptera) of Upper Silesian Coal Basin (Westphalian). — Věstník ÚÚG, Jhrg. 34, S. 310—313, Praha 1959. — KUKALOVÁ, J.: On the Family *Blattinopsidae* Bolton, 1925 (Insecta, Protorthoptera). — Rozpravy ČSAV, Jhrg. 69, No. 1, S. 1—27, Praha 1959. — KUKALOVÁ, J.: New Palaeodictyoptera (Insecta) of the Carboniferous and Permian of Czechoslovakia. — Sborník ÚÚG, odd. paleont., S. 239—251, Praha 1960. — TANNERT, W.: Die Flügelgelenkung bei Odonaten. — Deutsche Ent. Zeit., NF., Bd. 5, H. 5, S. 394—455, Berlin 1958.

ON THE SYSTEM OF THE ORTHOPTEROUS INSECTS

A. G. SHAROV

Palaeontological Institute of the Academy of Sciences of USSR

Prof. Zeuner (1939) pointed out that the *Oedischiidae* are true *Saltatoria* owing to their jumping hind legs. During recent two years I succeeded in collecting many Lower-Permian Orthopterous insects, most of them having well preserved bodies. Among them there are some representatives of the family *Oedischiidae* and *Tcholmanvissiidae*. The study of the specimens collected by myself and of two of the family *Tcholmanvissiidae* from collection of the Palaeontological Institute previously collected lead me to the conclusion that Zeuner was right and that between Palaeozoic saltatorial *Protorthoptera*, and both Mesozoic and Caenozoic *Orthoptera* there is no great difference which would allow us to classify them into diverse orders. They ought to be united into one order *Orthoptera*. This order is defined by side-flattened body, jumping hind legs with two rows of spines on the hind margin of the tibia, by numerous veinlets in the prominent praecostal area of the fore wings and by clearly differentiated concave MA_2 , if present. All these features are inherent both to *Oedischiidae* and *Tchamanvissiidae*. For example, the Lower-Permian *Pinegia longipes* (Mart.) formerly called *Metoedischia longipes* was a typical representative of the *Orthoptera-Saltatoria* (fig. 1), having all the features characteristic of modern representatives of the order as well. The *Oedischiidae* had similar features, too.

Only the *Sthenaropodidae* (fig. 2) ought to be regarded as *Protorthoptera* defined by dorso-ventral flattening of the body, cursorial hind legs lacking the two rows of spines on the hind margin of the tibia, by the small praecostal area lacking the numerous veinlets and by the absence of an differentiated concave MA_2 . It should be noted that Handlirsch (1925) imagined *Sthenaropoda* as having dorsoventral flattening of the body, and Zeuner (1939) and Carpenter (1954) pointed out that the *Sthenaropodidae* possessed cursorial hind legs. There is no doubt that the *Orthoptera* are closely related to the *Protorthoptera*.

The rest of Handlirsch's and Carpenter's *Protorthoptera* ought to be divided between two orders—*Protoblattodea* and *Paraplecoptera*. The *Protoblattodea* differ from the *Paraplecoptera* by wide coreaceous fore wings, by the absence of the clearly defined division of the median stem into two main branches— MA and MP , by large coxae and by general resemblance to *Blattodea*.

Paraplecoptera are distinguished by membranous elongated fore wings, clearly defined division of the median stem into MA and MP and by general resemblance to *Plecoptera*.

The study of so-called *Protoperlaria* both in Tillyard's and Carpenter's sense, and in Martynov's, shows that there is no great difference between *Protoperlaria* and *Paraplecoptera* which would allow us to classify them into two separate orders. As Carpenter (1949) pointed out, the difference between *Liomopteridae* and *Lemmatophoridae* lies only in the structure of pronotum and nymphal stages. As to wing-venation there is no apparent difference between them. Tillyard and Carpenter believe that the *Lemmatophoridae* had separate paranotal lobes; the *Liomopteridae* and allied families, on the contrary, had the continuous lobes in front and behind of the notum proper. According to Tillyard and Carpenter, the nymphs of *Protoperlaria* were aquatic and possessed tracheal gills. It should be noted that aquatic life of nymphs cannot be a reason for the establishing of a separate order. As to paranotal lobes of pronotum, the study of photographs of *Lemmatophora typa* Till. in Tillyard's and

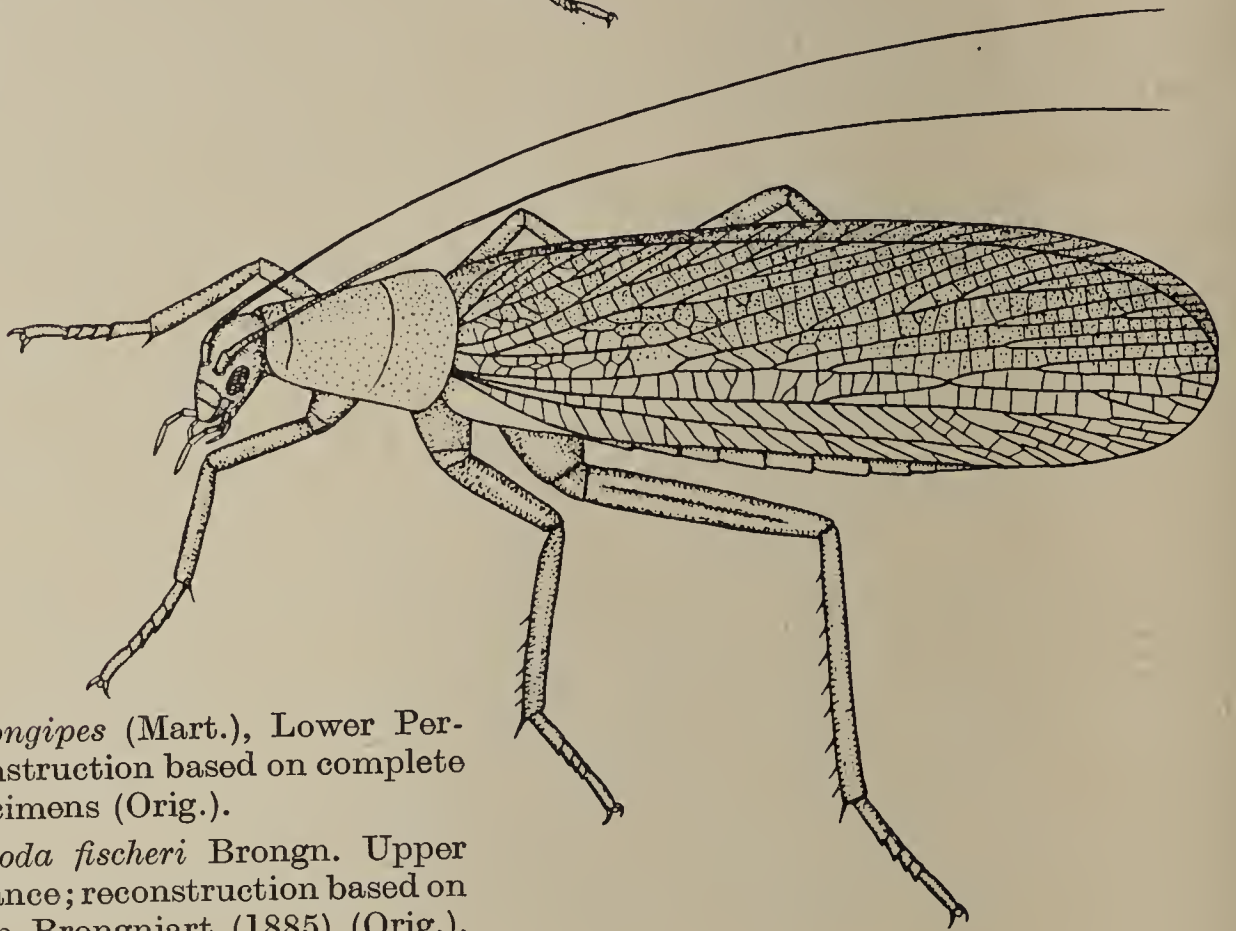
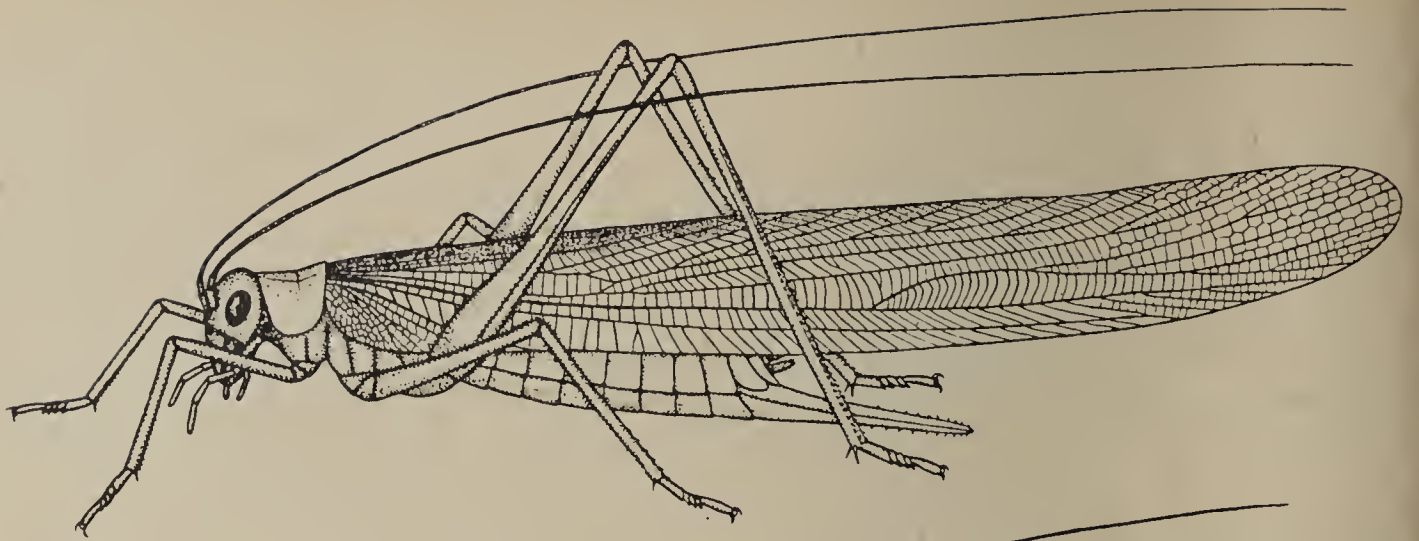


Fig. 1. *Pinegia longipes* (Mart.), Lower Permian, Urals; reconstruction based on complete specimens (Orig.).

Fig. 2. *Sthenaropoda fischeri* Brongn. Upper Carboniferous, France; reconstruction based on the photograph in Brongniart (1885) (Orig.).

Carpenter's articles shows that these lobes unite in front and behind of the notum proper in the same manner as in *Paraplecoptera*. By this reason the order *Protoperlaria* ought to be rejected and its representatives ought to be included into the order *Paraplecoptera*.

THE ORIGIN OF THE ORDER PLECOPTERA

A. G. SHAROV

Palaeontological Institute of the Academy of Sciences of UdSSR

The point of view that *Plecoptera* have originated from Permian order *Protoperlaria* voiced by Tillyard is wide—spread in modern entomological literature. After Tillyard this point of view was supported by Carpenter and other entomologists. The Russian palaeoentomologist A. V. Martynov (1938) pointed out that the *Plecoptera* could not have originated from Permian *Protoperlaria* and that their roots descended to the Carboniferous. However in phylogenetical tree of Insects he leads the stems of *Plecoptera* and *Protoperlaria* to the common stem originated in Carboniferous

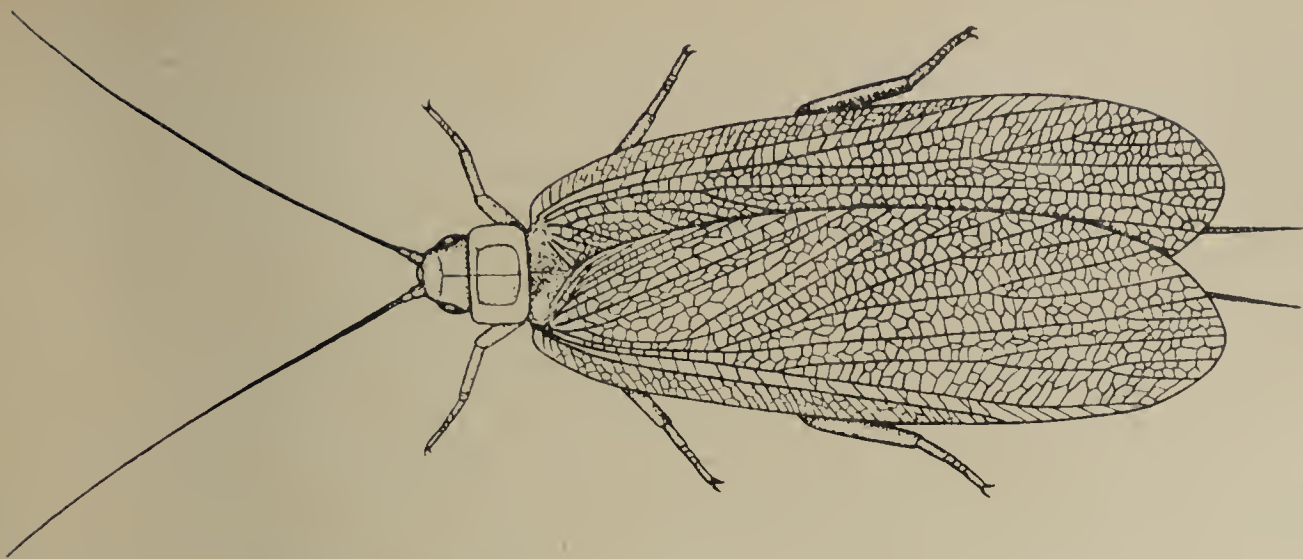


Fig. 1. *Sylviodes perloides* Mart., lower Permian Paraplecopteran Insect; reconstruction (Orig.).

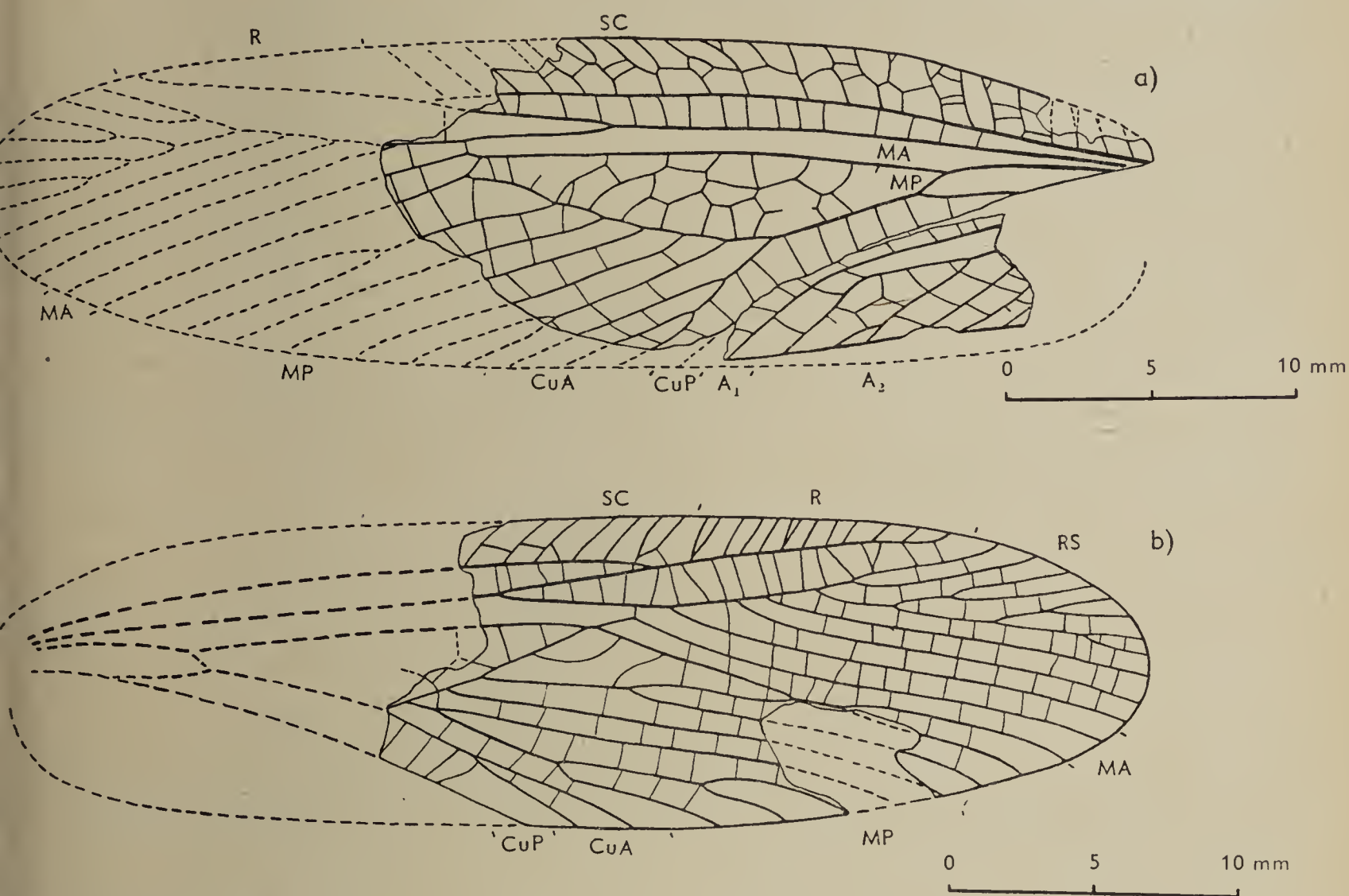


Fig. 2. Carboniferous *Narkemidae*: a) *Narkemina angustiformis* Shar.; b) *Narkemina angustata* Mart. (Orig.).

from *Paraplecoptera*. It should be noted that Martynov included in *Protoperlaria* not only *Lemmatophoridae* but also *Atactophlebiidae*, *Kazanellidae*, *Tomiidae* and some other families. As I have noted in my paper on the system of the Orthopterous insects there is no great difference between *Protoperlaria* and *Paraplecoptera* which would allow us to classify them into two separate orders. Order *Protoperlaria* ought to be rejected and their representatives ought to be included into order *Paraplecoptera*.

Not only *Lemmatophoridae* but also the representatives of another families of *Paraplecoptera* (fig. 1) resemble *Plecoptera*, and there is no doubt that *Plecoptera* originated from *Paraplecoptera*. Which of known families is more closely related to the ancestors of *Plecoptera*? The answer may be obtained only in the study of the wing-venation of *Plecoptera* and of various representatives of *Paraplecoptera*.

Lemmatophoridae could not have given rise to *Plecoptera* because they had a poor wing-venation and two free median stems—*MA* and *MP*. *Plecoptera*, as it is well known, have a single stem of media. Tillyard and Carpenter believed that it was *MA*. Martynov considered this stem as *MP*. When examining the wing-venation of the hind wing of *Plecoptera* we can see a strong oblique vein between *M* and *CuA* which is like *MP* coalesced with *CuA* at *Cakurgidae* and *Narkemidae*. The homologous vein in front wing is proximal cross—one between *M* and *CuA*. Thus this cross-vein may be regarded as basal proximal part of *MP*. In recently received specimen of peculiar *Plecoptera*—*Properla tungussica* gen. et sp. nov. from Permian deposit of Tungusky basin (Siberia) this vein is oblique, and there is no doubt that it is the proximal part of *MP*. Another peculiarity of this fossil is the termination of *SC* on *R*. By the character of the wing-venation *Properla* is close to the family *Narkemidae* among the *Paraplecoptera*, namely to the genus *Narkemina*. This genus is known from upper Carboniferous of Kusnetzky basin and represents two species—*N. angustata* Mart. and *N. angustiformis* Shar. (fig. 2). *SC* of *Narkemina* terminates on *R* as in *Properla*, *MA* is bifurcated as in *Plecoptera* and *MP* coalesced with *CuA* in the same manner as in *Properla*. Between *CuA* and *CuP* there is a row of cross-veins as in *Plecoptera*. As to anal region, it is similar to that of some *Plecoptera*, for example, *Pteronarcidae*. Last month I have been working at the lower-Permian locality "Tchekarda" in Urals and collected a very interesting wing which is intermediate between *Narkemidae* and *Plecoptera*. Costal and subcostal areas of this fossil are very like those of *Narkemina*; another features of the wing are purely plecopterian.

Thus, *Narkemidae* undoubtedly gave rise to *Plecoptera*. Having had originated in Upper Carboniferous, *Plecoptera* were represented in lower Permian by various families but were not abundant. During 200 million years of their history they did have no period of flourishing at all.

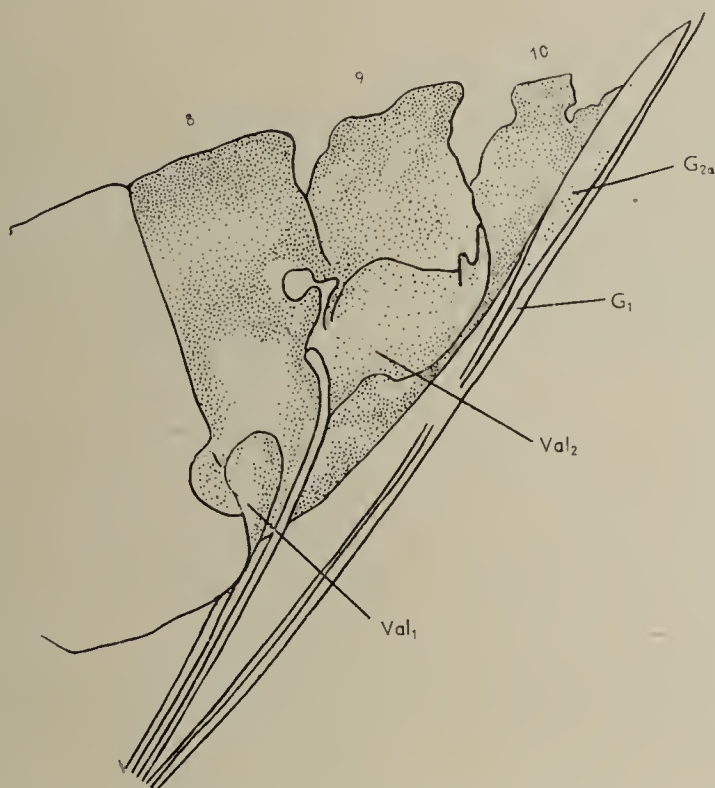
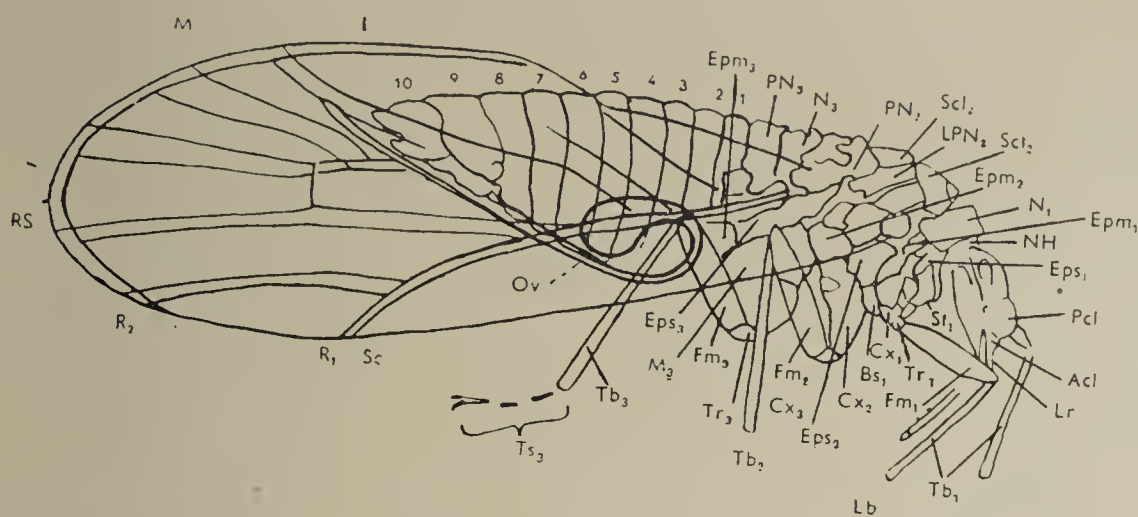
DIE ARCHESCYTINIDAE ALS VERMUTLICHE VORFAHREN DER BLATTLÄUSE

E. E. BECKER-MIGDISSOVA

Schon im Jahre 1934 betrachtete A. K. Mordvilko die Vertreter der permischen Familie *Archescytinidae* als Vorfahren der Blattläuse. Mordvilkos Ansicht wird zur Zeit durch die neueren fossilen Funde bestärkt, jedoch verlief der Evolutionsprozeß des Geäders nicht ganz so, wie Mordvilko sich das vorstellte.

Im Unteren Perm und den unteren Schichten des Oberen Perm war die Homopterenfamilie *Archescytinidae* weit verbreitet und durch zahlreiche Arten und Gattungen vertreten. Carpenter teilte den *Archescytinidae* eine Sonderstellung zu, indem er sie *Palaeorrhyncha* benannte: er nahm an, sie seien Vorfahren aller Homopteren überhaupt (Carpenter, 1939). Diese Meinung gründet sich vermutlich auf der Tatsache, daß die *Archescytinidae* die einzigen Vertreter der Homopteren im Unteren Perm von Amerika sind. Mit dieser Meinung von Carpenter sind wir jedoch nicht einverstanden. Für Vorfahren aller Homopteren können die *Archescytinidae* schon deswegen nicht angenommen werden, da das Jugalrudiment der Flügel bei ihnen zugrunde gegangen

a)



a) Allgemeine Ansicht des Körpers von der rechten Seite gesehen, 7,1 mm. Acl—Anteclypens; Ant—Antenne; Bs—Basisternit; Cx—Coxa; Epm—Epimerum; Eps—Episternum; Fm—Femur; Lb—Labium (Rüssel); Lr—Labrum (Oberlippe); LPN—Lateropostnotum; M—Medialader; Mr—Meron; N₁—Pronotum; N₂—Mesonotum; N₃—Metanotum; NH—Nackenhaut; Ov—Ovipositor; Pcl—Postclypeus; PN—Postnotum; Psc—Praescutum; R₁, R₂—Radialadern; RS—Radiussector; Sc—Subcostalader; Sc1—Scutellum; Sc2—Scutum; St—Sternum; Tb—Tibia; Tr—Trochanter; Ts—Tarsus; 1, 2, 3—Abdominalsegmente.

Für die Vertreter der *Archescytinidae* ist ein gut entwickelter Flugapparat von Neuropterygientypus und Homonomie der Flügelpaare kennzeichnend. Es gibt eine lange Subcostalader, gut entwickelten R_2 und R_s , eine in drei bis vier, bei archaistischen Formen in sechs bis sieben Endzweige verzweigte Medialader. Die CuA hat eine große und breite Gabelung. Das Analfeld ist klein, mit zwei Analadern versehen und von einer Postcubitalader (CuP) begrenzt.

Indem Carpenter das Material aus dem Unteren Perm von Kansas untersuchte, entdeckte er bei der Gattung *Permoscytina* Till. einen langen Anhang am Hinterleibe,

welchen er für ein Atemrohr hielt. Seiner Meinung nach sollte es demjenigen der rezenten Wanzen der Gattung *Nepa* ähnlich sein (Carpenter, 1939). Er nimmt an, diese Fossilien wären Wasserraubinsekten.

Evans unterstützt die Behauptung von Carpenter, die *Archescytinidae* seien die Vorfahren aller Homopteren. Er findet bei ihnen eine Reihe von Jassoidmerkmalen, indem er den Hinterleibsanhang von den Archescytiniden mit demjenigen des Vertreters der Reliktenfamilie *Aetalionidae* — *Darthula hardvickii* Gray vergleicht (Evans, 1948, S. 504—505; 1946, S. 42—43). Es ist bekannt, daß dieser Anhang von Fortsätzen des neunten Tergiten gebildet wird, seine Funktion aber ist bis zur Zeit noch unklar. Die Vermutungen von Carpenter und Evans entsprechen jedoch nicht den Tatsachen, wie es aus dem Folgenden zu ersehen ist.

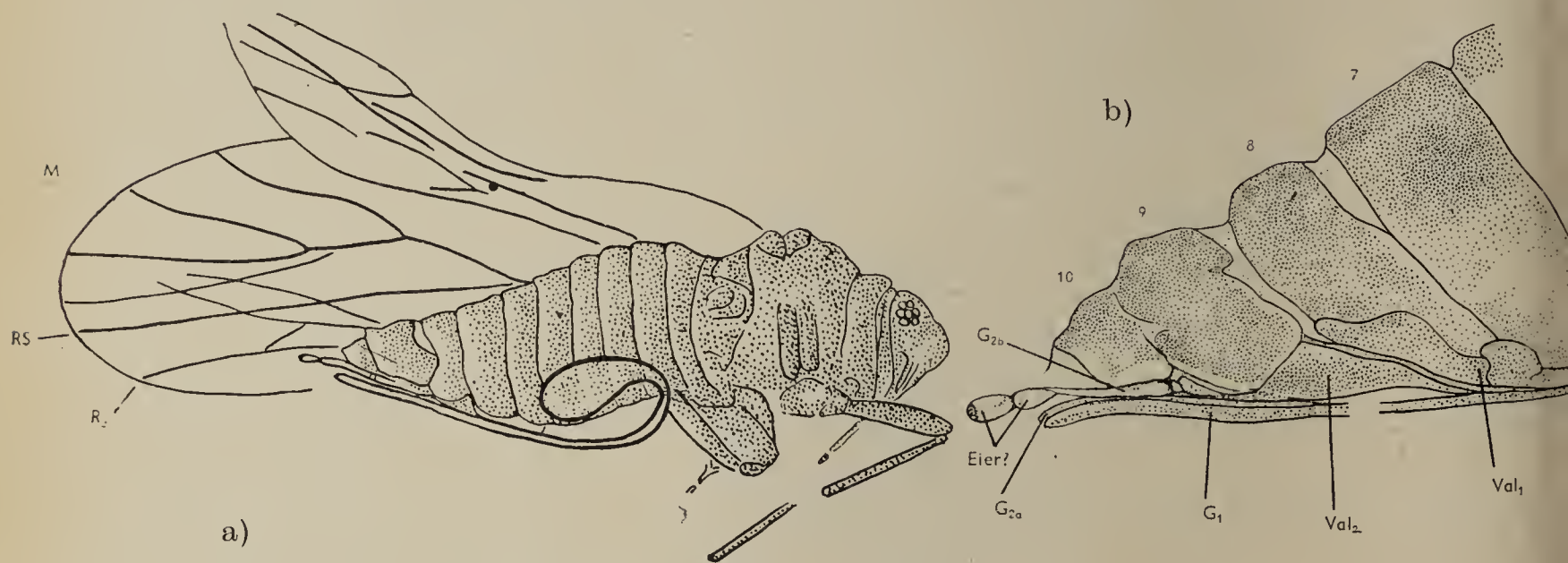


Fig. 2. *Archescytina* sp. Fundort Tshekarda, Sammlung Paläontol. Inst. UdSSR. N 1700/4.

a) Allgemeine Ansicht des Körpers von der rechten Seite gesehen, 7,1 mm.

b) Hinterleibsende von der rechten Seite gesehen.

Sehr vergrößert. Bezeichnungen wie in Fig. 1a und 1b.

Dem Verfasser dieser kleinen Mitteilung ist es gelungen, das reiche Fossilmaterial, was *Archescytinidae* anbetrifft, aus verschiedenen Fundorten des Unteren und Oberen Perm der UdSSR zu untersuchen. Im neuen Material aus dem Unteren Perm von Tshekarda (Ural) wurde eine große Menge gut erhaltener *Archescytinidae* gefunden. Die Untersuchung dieses Materials hat gezeigt, daß der Hinterleibsanhang ein Legeapparat war. Auf der Zeichnung kann man das vordere Paar Gonapophysen des Legebohrers sehen. Dieses Paar gliedert sich von dem Sternit des achten Segments des Hinterleibes ab. Man sieht auch ein Paar hinterer Gonapophysen, das sich von dem neunten Hinterleibssegment abgliedert. Die zwei Paar Gonapophysen des Legebohrers richten sich nach vorne und, nachdem sie unter dem Vorderteil des Hinterleibes eine Schlinge bilden, wenden sie sich nach hinten, um bis zur Spitze des Hinterleibes zu verlaufen. Diese zwei Paar Gonapophysen des Legebohrers sind denjenigen mancher parasitären Hymenopteren ähnlich. Die Gonapophysen deuten auf einen sehr komplizierten Legeakt. Parasitismus ist jedoch unter den Homopteren unbekannt, und man kann nur vermuten, daß der lange Legebohrer zum Durchbohren eines dichten Pflanzgewebes gedient hat.

Schon früher haben wir die Vermutung geäußert, die *Archescytinidae* seien Formen, die ihren Wohnort an Ufern von Wasserbecken hatten und deren Existenz mit den

Strandbiozönosen eng verbunden war (Becker-Migdissova, 1960 b). In ariden Gebieten kommen diese Formen entweder selten vor oder sie sind überhaupt nicht vertreten (Oberes Perm: Kasan-Stufe, Stille Berge und Iljinskaja-Serie, Kusnetzkebecken).

Was bestärkt nun die vermutliche Verwandtschaft der *Archescytinidae* mit den Blattläusen? Im Unteren Perm des Kusnetzkebeckens und im Oberen Perm des Arhangelskgebietes wurden einige Gattungen der Vertreter der permischen Familie *Permaphidopseidae* gefunden, die zur Gruppe von *Aphidaria* gehören (Becker-Migdissova, 1960 a). Unter ihnen hat die Gattung *Tshekardaella* B.-M. eine große Ähnlichkeit mit der Gattung *Permopsylla* Till., die zu den kleineren *Archescytinidae* gehört. Wahrscheinlich besaß sie noch einen Legebohrer, wie es nämlich die Hinterleibsanhänge bezeugen. Die Flügel dieser Gattung sind jedoch ausgesprochen heteronom. In den Schichten des Unteren Perm wurden auch andere Gattungen gefunden, die ohne weiteres den echten *Aphidaria* zuzurechnen sind. Die Gattungen *Kaltanaphis* (Becker-Migdissova, 1959) und *Permaphidopsis* (Becker-Migdissova, 1960 a) haben eine ausgesprochene Verengung der Vorderflügelbasis und eine fast senkrechte Stellung von M und CuA zur Radiomedialader. Aus den Zeichnungen ist ersichtlich, daß die Evolution des Blattlausgeäders die Dipterygie zur Folge hat. Dabei wurde die Basis von CuA durch die Verengung des Vorderflügels verdrängt, CuA und CuP wurden dadurch zur Radiomedialader senkrecht gestellt. Mit der Zeit näherten sich bei manchen Formen im Laufe der Geädderreduktion die Basis CuA und CuP, wobei die Adern zusammenflossen. Somit besteht die Evolution bei Blattläusen in dauernder allmählicher Reduktion des Geäders. Es ist nicht annehmbar, daß die Vermehrung des Geäders durch die Teilung des CuA in zwei selbständige Adern vor der Reduktion sich ereignet hat, wie es aus der Mordvilko-Meinung folgt.

Wir neigen zu der Meinung, daß die Blattläuse von den kleineren *Archescytinidae* stammen, die in den dünnen Gebieten auf Nadelhölzer (Coniferen) übergegangen sind. Als Folge der Klimaveränderungen (des Auftretens eines gemäßigten und ariden Klimas) starben die *Archescytinidae* aus, während die kleineren *Permaphidopseidae* zur Unterschlupfexistenz und zur Gallenbildung übergingen. Der Flugapparat dieser Formen entwickelte sich weiter zur Dipterygie. Als Beispiel für die letztere Stufe sei hier *Brasilaphis bondari* Mordvilko erwähnt, die das hintere Flügelpaar verloren hat.

L I T E R A T U R

- BECKER-MIGDISSOVA E. E. 1959. Einige neue Vertreter der Homoptera-Sternorrhyncha aus dem Perm und Mesozoikum der UdSSR. Die Materialien für „Die Grundlagen der Paläontologie“, L. 3. — BECKER-MIGDISSOVA E. E. 1960 a. Die neuen permischen Homopteren aus der europäischen UdSSR. Verh. Palaeont. Inst. Ac. Wiss. UdSSR, Bd. 72, S. 1—111. — BECKER-MIGDISSOVA E. E. 1960 b. Die Paläozoischen Homopteren aus der UdSSR und die Fragen über Phylogenie dieser Orders. Palaeont. Zeitschr., Nr. 3. — CARPENTER F. M. 1939. The Lower Permian Insects of Kansas. Part. 8. Proc. of the Amer. Acad. of Art. and Sc., vol. 73, Nr. 3, pp. 29—70. — EVANS J. W. 1946. A natural classification of leafhoppers (Jassoidea, Homoptera). 9. Trans. Roy. Entomol. Soc. London, vol. 96, pp. 47—60. — EVANS J. W. 1948. Some observations on the classification of the Membracidae and on the ancestry, phylogeny and distribution of the Jassoidea. Trans. Roy. Soc. London, v. 99, Part. 15, pp. 497—515. — MORDVILKO A. K. 1934. On the evolution of Aphids. Archiv für Naturgeschichte. Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie (Neue Folge), Bd. 3, H. 1, S. 1—60.

DIE KAMELHALSFLIEGEN AUS DEM PERM UND KARBON

O. M. MARTYNOVA

Die Ordnung *Raphidioptera* spielt in der gegenwärtigen Fauna eine sehr unbedeutende Rolle: im ganzen sind nur 85 Arten von 5 Gattungen zweier Familien registriert worden. Nur eine Art ist aus Chile bekannt, alle anderen bewohnen die nördliche Halbkugel. Ihre Verbreitung ist mit dem gemäßigten Klima und dem Vorkommen verschiedener Nadelbäume verknüpft. In den Mittelmeerländern und in Mittelasien bewohnen die Kamelhalsfliegen Gebirgsgebiete. Nur drei Arten sind weit verbreitet, die Arealen anderer Arten sind gewöhnlich sehr beschränkt. Zwei Gattungen, *Agulla* und *Raphidia*, sind besonders artenreich. *Agulla*-Arten sind von Nordamerika, Südeuropa und aus dem südlichen Teil Sibiriens bekannt; die Gattung *Raphidia* ist überwiegend europäisch, die einzelnen Reliktenarten dieser Gattung sind aus Japan und Nordamerika bekannt.

Kleine Areale der Arten und archaischer Typus der Flügeladerung weisen auf den Reliktencharakter dieser Ordnung. Man könnte also hoffen, verschiedene ausgestorbene Formen zu finden. Doch kennen wir bis jetzt nur wenige Arten von zwei rezenten archaischen Gattungen, und zwar: fünf Arten von *Raphidia* aus dem Miozän Kaliforniens, also von der Gattung, die in der gegenwärtigen Fauna Amerikas nur von einer Art dargestellt ist, und zwei *Fibla*-Arten aus dem baltischen Bernstein — in der gegenwärtigen Fauna ist diese Gattung nach zwei anderen Arten aus Spanien bekannt.

1925 fand Martynov eine neue Familie der *Raphidioptera*, *Mesoraphidiidae*, aus der Ober-Jura Kazachstans. Heutzutage kennen wir acht Arten zweier Gattungen dieser Familie, und es sind im vorigen Jahr noch einige Vertreter derselben Familie in den ober-jurassischen Ablagerungen Transbaikaliens gefunden worden. Die große Anzahl der im verschiedenen Grad bewahrten Reste gibt uns eine ziemlich vollständige Vorstellung von der Morphologie der mesozoischen *Raphidioptera*. Sie besaßen schon einen in dorsoventraler Richtung plattgedrückten Kopf und einen verlängerten Prothorax. Es ist anzunehmen, daß die *Raphidioptera* im Mesozoikum auch Raubtiere gewesen sind und sich die Nahrung, wie die gegenwärtigen Vertreter, aus den Rissen der Rinde verschafften. Die Weibchen besaßen einen gut entwickelten Ovipositor. Die Flügeladerung war der gegenwärtigen ähnlich, doch war sie vollkommener und der Flügel entsprach im ganzen viel besser den Flugansprüchen: er war schmal, der Vorderrand schwach gewölbt, die Subcostalader kurz und das Costalfeld eng; die Verstärkung des Vorderrandes des Flügels war noch durch das lange und enge Pterostigma vollendet. Die *Mesoraphidiidae* scheinen ein ausgestorbener Seitenzweig zu sein. Das ist alles, was uns aus dem Mesozoicum von dieser Ordnung bekannt ist.

Aus den Perm-Ablagerungen kennen wir jetzt zwei Familien: *Sojanoraphidiidae* und *Letopalopteridae*. Die Vertreter dieser Familien waren schon von echt raphidiopterer Gestalt: sie besaßen einen säbelförmigen Ovipositor, einen plattgedrückten Kopf, einen verlängerten Prothorax. Besonders interessant sind die *Letopalopteridae*: sie besaßen lange Sprungbeine und dünne, ganz eigentümliche Flügel. Der Flügel war schmal, lang, mit sehr kurzer Subcostalader und fast geradem Vorderrand; die Hauptzweige des radialen Sektors und der Medialader sind stark — Eigenschaften, die gerade bei den gegenwärtigen *Raphidioptera* nicht auftreten —, die von ihnen abzweigend Adern verlaufen im Zickzack und sind den von ihnen unabhängigen interkalaren Adern ähnlich; die vordere Cubitalader scheint sehr lang zu sein, sie läuft dem Hinterrand des Flügels parallel; die scheinbare Verlängerung tritt wegen der Zickzackförmigkeit

Media-Zweige, deren Basen den Queradern ähnlich sind; hier treffen wir also denselben Fall, den wir im Flügel der gegenwärtigen Chrysopiden beobachten. Auch diese zwei oberpermischen Familien können wir nicht für die Ahnen der gegenwärtigen *Raphidioptera* halten, es sind wahrscheinlich zwei ausgestorbene besondere Zweige.

Das Auffinden eines Flügels in den Oberkarbonablagerungen des Tunguska-Wasserbeckens (Sibirien), dessen Aderung einerseits an die der paläozoischen Netzflügler und andererseits an die der rezenten Raphidioptera, der *Raphidia caucasica* Esb.-Pet. erinnert, ist deshalb von großem Interesse. Der in der Abbildung dargestellte Flügel zeigt, daß in der Steinkohlenperiode bei den Raphidiopteren der Vorderrand des Flügels noch gewölbt und die Subcostalader noch nicht gerade und verstärkt gewesen ist. Eine Menge der Queradern war unregelmäßig über den Flügel zerstreut, obwohl die für diese Familie typischen Zellen schon angedeutet waren. Ein sehr breites radiales Feld war vorhanden, wie es für die Überordnung der Netzflügler bis jetzt unbekannt war. Der radiale Sektor ist schon bei den *Fatjanoptera* schwach, der Vorderzweig der Media mit ihm verschmolzen, wie bei den gegenwärtigen *Raphidioptera*, was bei den paläozoischen Netzflüglern noch nicht der Fall war. Die ganze Gesalt der Flügeladerung der *Fatjanoptera* spricht eher für ihre Verwandtschaft mit einigen Netzflüglern der Überfamilie *Hemerobioidea*, insbesondere mit *Palaemerobiidae*. Mir scheint es, daß die gegenwärtigen *Raphidioptera* gerade von einem Zweig dieser Familie stammen könnten und im Paläozoikum den echten Netzflüglern sehr nahe standen, von denen sie sich wahrscheinlich erst zu Beginn der Steinkohlenperiode abtrennten.

Aus dem oben Gesagten kann man sehen, daß der Bestand der fossilen *Raphidioptera* einige Mannigfaltigkeit aufweist, jedoch gar nicht in dem Maße, wie es zu erwarten gewesen ist; man kann auch sehen, daß die *Raphidioptera* auch in den fossilen Faunen eine untergeordnete Stellung einnahmen. Die Bedingungen ihrer Existenz während der tertiär-mesozoischen und paläozoischen Periode scheinen vom selben Typus zu sein. Während der Bildung der Baltischen Bernsteine war das Klima warm und feucht, die Wälder dicht und schattig, wovon auch die Zusammensetzung der Insektenordnungen, Pflanzenreste und selbst die Tatsache der Bildung von Bernstein zeugen.

Mesozoische *Raphidioptera* aus Kasachstan und Transbaikalien sind in den Ablagerungen der Seen gesammelt und die sie begleitenden organischen Reste, Insekten und Pflanzen, sprechen auch vom warmen Klima und feuchten, schattigen Wäldern. Es wurden einige Flügel von *Blattodea* und eine Menge von *Fungivoridae* gefunden.

Die Gesamtheit der Insekten und der mit *Raphidioptera* in oberpermischen Ablagerungen gesammelten Pflanzen weisen auch auf das warme, feuchte Klima im Norden in der oberpermischen Periode, während zahlreiche Reste von *Walchia* die Anwesenheit der Wälder beweisen.

Über das Milieu der Steinkohlen-Urvertreter dieser Ordnung können wir sehr wenig berichten; mit dem Flügel von *Fatjanoptera* wurden nur der Flügel eines Insekts aus der Ordnung *Miomoptera* und ein großer Flügel von *Palaeodictyoptera* gefunden; der letztere möchte als ein Zeugnis betrachtet werden, daß das Klima Sibiriens damals warm war.

Jetzt, nach den Funden uralter Vertreter der Ordnung, kann man mit voller Zuverlässigkeit sehr alte und nahe phylogenetische Beziehungen der *Raphidioptera* mit den Netzflüglern behaupten und sie den *Megaloptera* oder *Hymenoptera* nicht nahebringen, wie es einige Entomologen getan haben. Wenn auch die *Megaloptera* gemeinsame Ahnen mit den Netzflüglern hatten, so gingen die Wege ihrer Evolution sehr weit auseinander, und jetzt ist es unmöglich, diese rezenten Ordnungen als verwandt anzusehen. Die Entwicklungsgeschichte der Ordnung *Megaloptera* ist ungenügend bekannt. Martynov

und Richter brachten sie den Coleoptera nahe und machten es ziemlich überzeugend, aber es gibt bis jetzt keine paläontologischen Daten, die die Verwandtschaft einerseits zwischen diesen zwei Ordnungen und anderseits derselben mit den Neuropteren beweisen.

Das Interesse für paläontologische Objekte und für paläontologische Untersuchungen wird immer größer und man kann hoffen, daß in naher Zukunft die Geheimnisse der phylogenetischen Beziehungen dieser Ordnungen aufgeklärt werden.

A TRIASSIC INSECT FAUNA FROM THE MOLTENO BEDS OF SOUTH AFRICA

(See Table V)

F. E. ZEUNER

British Museum (Natural History)

The Middle Triassic Molteno Beds of Natal, South Africa, have yielded a large number of plant remains at the Burnera Water Fall, Upper Umkomaas. Dr. J. A. Townrow of Reading has collected with the plants several fossil insects which are worth recording.

Dr. Townrow has very kindly presented the specimens to the British Museum (Natural History). There are five, three belonging to the Coleoptera, one to the Blattodea and one to the Blattoid complex. The latter will be described separately.

ORDER COLEOPTERA

Family Cupedidae

Moltenocupes townrowi n. g. sp.

Diagnosis: — Cupediform beetle with pronotol pleurae and with eleven ridges on the reticulate elytra. Fig. 1.

Holotype: — British Museum (Natural History), In. 59 334, complete specimen.

Paratype: — In. 59 574, isolated head.

Description: — Length from head to tip of elytra, 23.0 mm. Maximum width (with elytra closed), 10.0 mm. The entire beetle, including jaws, elytra and sternites (but not the tergites) coarsely punctate with numerous small tubercles, as in modern species of Cupedidae.

Head clearly separated from abdomen, with strong prognathous mandibles and hemispherical eyes. Antennae with at least 10, but not more than 11 segments. These widened distad, giving the antennae a serrated appearance.

Pronotum 4.1 mm. long, 7.2 mm. broad, with circular central portion and large lateral pleurae. Fore-legs relatively slender, tarsal segments short. Middle legs with 5 tarsal segments, short except the last which is very long, carrying the usual two claws. Elytra regularly reticulate, with ten longitudinal ridges apart from the strengthened anterior and posterior margins. A shoulder is present, and below it a deep furrow which continues along the anterior margin, separating an epipleural strip from the rest of the elytron.

Remarks: — This beetle is the first fossil representative of the Cupedidae found in the southern hemisphere. With the related Permocupidae, the family appears to represent some of the most primitive true beetles. They are abundant in Permian

F. E. ZEUNER: A Triassic Insect Fauna from the Molteno Beds of South Africa



Fig. 1. *Moltenocupes townrowi* n. g. n. sp., Holotype, In. 59334. Nat. size 23 mm.

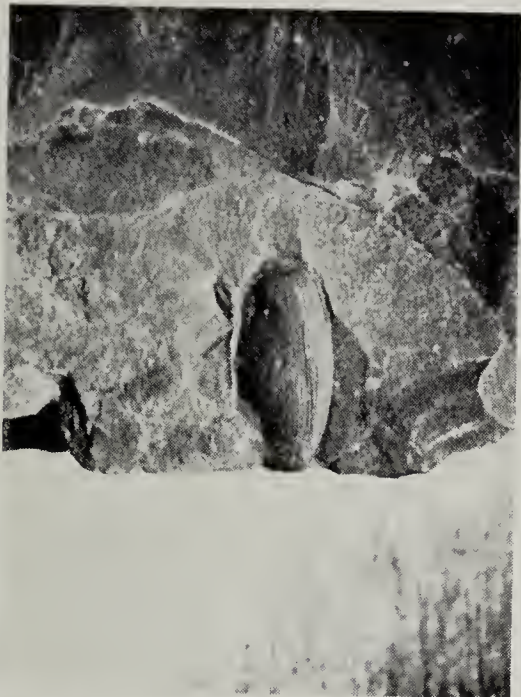


Fig. 2. *Umkomaasia depressa* n. g. n. sp., Holotype, In. 59564. Nat. size, 8 mm.



Fig. 3. *Pseudosilphites* (s.l.) *natalensis* n. sp., Holotype, In. 59573. Nat. size, 7.5 mm.

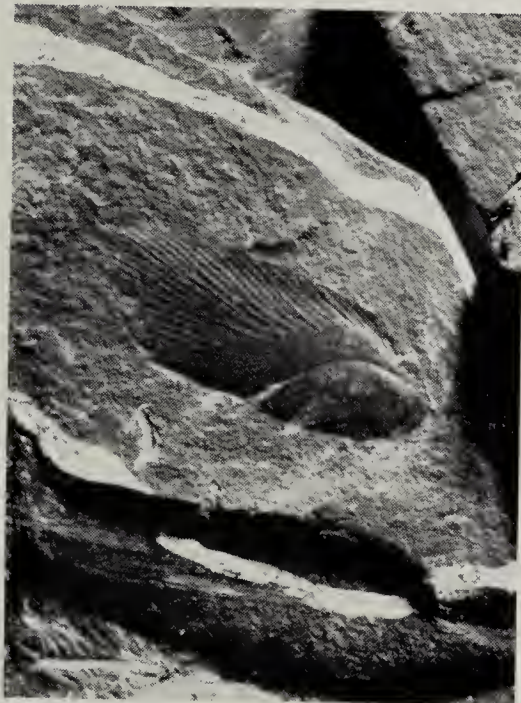


Fig. 4. *Rhipidoblattopsis natalensis* n. g. n. sp., Holotype, In. 59529. Nat. size, 15 mm.

All specimens from the Middle Triassic Molteno Beds, Burnera Waterfall, Upper Umkomaas, Natal. Preserved in British Museum (Natural History), London.

F. MANNING: A new fossil bee from Baltic amber



Fig. 1. *Electrapis apoides* n. sp., Holotype. Lower Tertiary amber, East Prussia. Nat. size 6.5 mm. - In coll. M. W. Bursey, Surbiton.

PAVEL ŘÍHA: Eine neue Schwimmkäferart aus den Tertiärgebilden Böhmens

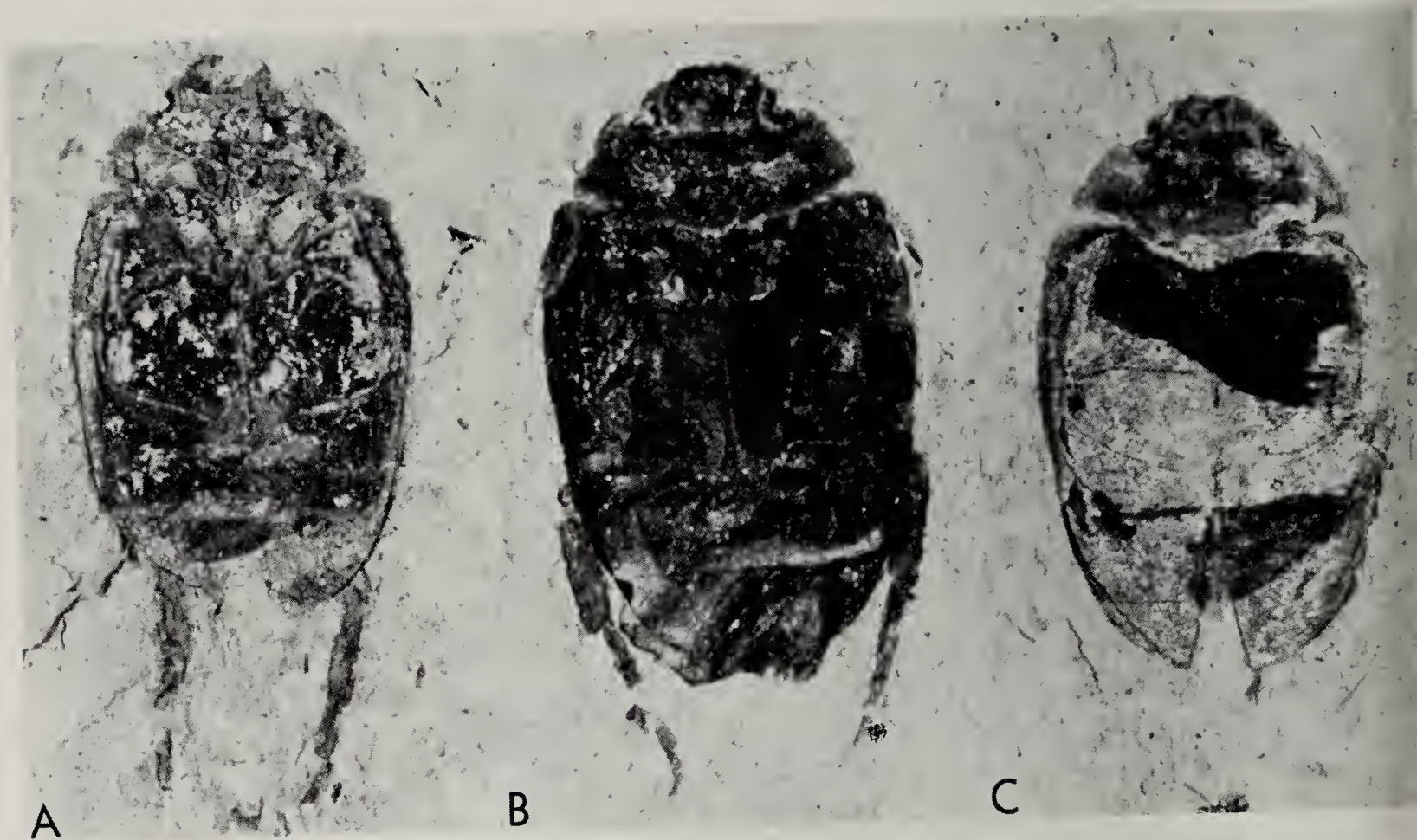


Fig. 1. *Agabus lithax* sp. n.: A — Holotypus A; B und C — Paratypen.

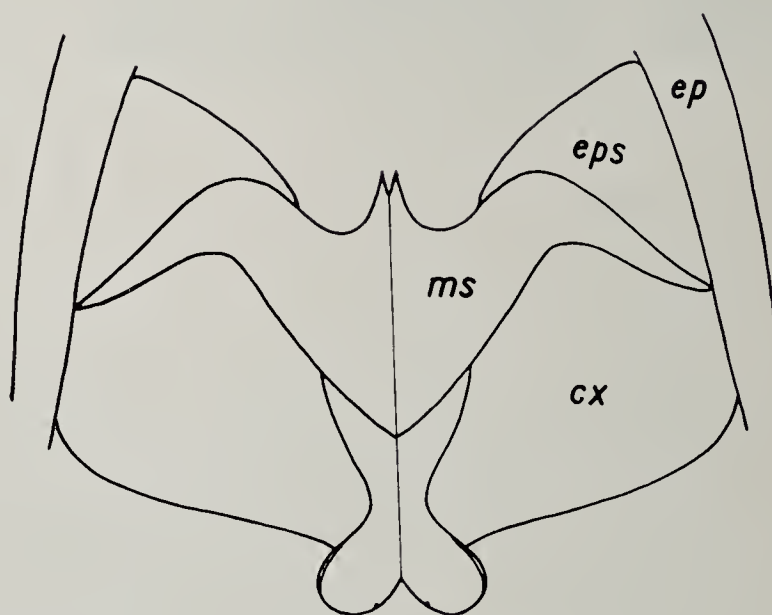


Fig. 2. Unterseite des Metathorax von *Agabus lithax* sp. n.: *ep* — Epipleure, *eps* — Episternum, *ms* — Metasternum, *cx* — Hinterhüfte.

deposits of Russia (Martinov, 1933) and Siberia (Rohdendorf, 1956). There are undescribed species in the Jurassic of Europe, and one species of *Priacma* has been found in the Lower Tertiary Baltic Amber. Some twenty species are known from the Recent fauna.

The South African fossil is remarkable for its primitive features. Superficially it resembles a large *Omma* (a modern Australian genus, see Zeuner, 1933) except that the pronotum is equipped with large lateral pleurae, rather like a Silphid.

Family Carabidae (?)

Umkomaasia depressa n. g. n. sp.

H o l o t y p e : — British Museum (Nat. Hist.), In. 59 564, Fig. 2.

D e s c r i p t i o n : — Slightly longer than 8 mm., width 4.0 mm. Left elytron, pronouncedly convex, with about 17 slight ridges separated by very fine grooves, every fourth or fifth ridge more pronounced. Near the shoulder, but slightly below it an oval depression, with a curb continuing it distad.

I n t e r p r e t a t i o n : — The numerous ridges recall *Grahamelytron crofti* Zeuner from the Jurassic of Grahamland, but the shoulder depression is peculiar. Similar depressions occur in Jurassic beetle elytra, such as *Prionus* (?) *ooliticus* Brodie (1845, pl. vi, Fig. 15), and in certain Recent Carabidae, where their presence is connected with the sharp posterior angle of the pronotum. There is certainly no connection with the Cerambycidae as suggested by Brodie's tentative identification of the British species. For the time being, I am inclined to regard *Umkomaasia* and *Grahamelytron* as possibly representing the Carabidae.

Family Silphidae

Pseudosilphites (s. l.) *natalensis* n. sp.

H o l o t y p e : — British Museum (Natural History), In. 59 573, Fig. 3.

D e s c r i p t i o n : — Underside of a Silphid beetle, closely resembling Recent *Silpha obscura* L. or *Phosphuga atrata* L. Length 7.5 mm., maximum width 5.0 mm.

Pronotum large, semicircular, with head completely hidden beneath. Size of head proportionately smaller than in the Recent species quoted.

I n t e r p r e t a t i o n : — Diagnostic characters distinguishing this fossil from Recent forms are not available, but it is considered sufficiently important to be recorded under a proper name. A typical silphid beetle, however, was described from the Triassic of Germany by Zeuner (1931) as *Pseudosilphites triassicus*, and in order to avoid erecting a new genus without diagnostic characters, the species from Natal is here placed in *Pseudosilphites* (sensu latiori). The presence of fossil silphids in the Triassic of Europe and of South Africa establishes the wide distribution of this family as early as in the lower Mesozoic.

ORDER BLATTOIDEA

Family Mesoblattinidae

Rhipidoblattopsis natalensis n. g. sp.

H o l o t y p e : — British Museum (Nat. Hist.), In. 59 529, Fig. 4.

D e s c r i p t i o n : — Left elytron c. 15 mm. long (14.2 mm. preserved), 5.9 mm. wide. It agrees closely with *Rhipidoblattina* Scudder of the British Lias (see Handlirsch, 1908, pl. 40, Fig. 20), especially in the sigmoid curvature of the branches of Cu A, but is distinguished by the slightly concave curvature of the branches of R towards

the fore margin. The anal area and the basal portions of Cu and M appear to be embedded in a thickened portion of the elytral membrane.

Remarks: — This new genus is more closely related to the Liassic forms of Europe than to *Triassoblatta* and *Samaroblatta* described by Tillyard from the Upper Triassic of Ipswich, Queensland. A cockroach of the family Mylacrididae has been described from the Permian of Rhodesia (Zeuner, 1955), but its venation is too primitive for the two South African forms to be regarded as closely related.

REFERENCES

- BRODIE, P. B., 1845. Fossil Insects. — 130 pp., 11 pls. — London. — HANDLIRSCH, A., 1908. Die fossilen Insekten. — 1430 pp., 51 pls. — Leipzig. — ROHDENDORF, B. B., 1958. Les Insectes Paléozoïques du Sud de la Sibérie. — Proc. X int. Congr. Ent., 1: 853—859. — TILLYARD, R. J., 1919. Mesozoic Insects of Queensland. No. 6. Blattoidea. — Proc. Linn. Soc. New South Wales, 44: 358—382. — ZEUNER, F. E., 1930. Über einige Käfer aus dem deutschen Keuper. — Jahrb. preuß. geol. Landesanst. Berlin, 51: 462—467, pl. 16. — ZEUNER, F. E., 1933. Die Stammesgeschichte der Käfer. — Palaeont. Zeitschr. Berlin, 15: 280—331. — ZEUNER, F. E., 1955. A Fossil Blattoid from the Permian of Rhodesia. — Ann. Mag. Nat. Hist. (12) 8: 685—688. — ZEUNER, F. E., 1958. Jurassic Beetles from Grahamland, Antarctica. — Palaeont., London, 1: 407—409, pl. 72.

A NEW FOSSIL BEE FROM BALTIC AMBER

(See table V, after page 304)

F. MANNING, Alsager, England

Thanks to the kindness of Mr. Maurice Bursey of Surbiton, Surrey, a new fossil bee has been made available to science, which is here briefly described. It belongs to *Electrapis* Cockerell, a genus closely allied to the modern honey bees.

Most authors have held *Electrapis* to be directly ancestral to Recent *Apis*. This view is likely to be correct regarding only *Electrapis* s. str. (here treated as a subgenus). The other species show clear signs of deviation. On the whole, however, one cannot separate these groups as distinct genera, as too many characters overlap. It is in fact impossible to give clear diagnoses of subgenera, and the three subgenera here distinguished are to that extent arbitrary. They are —

1. a group with *Apis*-like characters: *Electrapis* Cockerell 1909 (s. str.)
2. a group with *Bombus*-like body and *Apis*-like venation: *Protobombus* Cockerell 1909
3. a *Trigona*-like group: *Roussyana* n. subg. Type: *Apis palmnickensis* Roussy 1937. (Herewith selected.)

Cockerell (1909) and Zeuner (1944, 1951) considered that the species of *Electrapis* were social insects. As evidence the former author pointed out the occurrence of many specimens crowded together in a small piece of amber (*E. meliponoides*), whilst the other considered the structure of the collecting apparatus. On other grounds too, this contention can be supported.

Subgenus Electrapis Cockerell

1909. *Electrapis* Cockerell, Schr. Phys. Oek. Ges. Koenigs., 50, 7. Genotype. *Apis meliponoides* Buttel-Reepen 1909, fixed by Cockerell (1909).

***Electrapis (Electrapis) apoides* n. sp.**

Material and Holotype. No. 94 in Bursey Collection, Surbiton, Surrey.

Distribution. Eocene, Baltic amber.

Diagnosis. Body 6.5 mm. long, hairy. Forewing 6 mm. Hind tibia comparatively short and stout, with a single, much reduced, spur; corbicula exceptionally well developed with strong curved hairs on the posterior edge; basitarsus square and flat, but with the posterior edge markedly convex. Wings fuliginous with a cloud apically; pterostigma large; 8 hamuli.

Description. Specimen well preserved, blackish. Total length 6.5 mm.; thorax 2.75 mm. long and 2.25 mm. wide; abdomen 2.75 mm. long and 2.5 mm wide; forewing, 6 mm.; hind tibia, 2.75 mm. Fig. 1.

Proboscis extended for approximately the length of the head, provided with a large flabellum.

Antennae very much like those of *E. (Roussyana) proava*, with a similarly shaped, knob-like pedicel.

The forelegs differ from those of other species of *Electrapis* in the shape of the antenna-cleaner. The zone of articulation between tibia and tarsus is greatly reduced, and the latter limbs are rounded, and not square, at their point of insertion. The clasp, too, is more highly developed having a fully shaped lobe and a distal tip projecting over and against the distal edge of the notch.

The middle legs cannot be studied in detail, since they lie too much under the body of the insect. They are, however, well provided with hairs and appear to possess a single strong spur.

The hind legs are well proportioned, and not lanky as in *E. (R.) proava*, and the hairs of the posterior margin of the corbicula are possibly plumose. On the apical margin of the tibia, posteriorly, a fine-haired rake is present and the "auschnitt" of the auricle is well developed. Moreover, the internal spur on the hind tibia is present and visible on the left leg of the specimen as viewed from behind. It is thicker and about one and a half times as long as the hairs of the anterior edge of the leg, but it is evidently in a state of reduction, being so small as hardly to serve any useful purpose. The basitarsus, although squarish, is elegantly shaped, with graceful curved outline, and not coarsely square as illustrated by Cockerell for *Chalcobombus*. Its inner surface is equipped with strong, almost bristle-like, hairs, which are arranged in rows as can be seen for those situated at the distal extremity.

The wing venation does not differ materially from that of *E. (Roussyana) proava*. Possibly the basal nerve of the forewing is slightly less curved, and the radius stronger. The hindwing is preserved in its entirety and exhibits 8 hamuli, and well developed jugal and anal lobes. Only one anal vein is known to be present; but the two lobes are separated by a deep cleft. A line that could be regarded as 4 A is probably no more than a fault in the amber. Veins Rs and M continue almost to the wing-margin, cross-vein r-m slopes based posteriorly, and cross-vein cu-a exhibits a similar, but more oblique, slope.

On the whole, the creature itself has the habitus of a small *Apis*. The head is well proportioned and neatly tapering, less square than some other species of *Electrapis*,

and the thorax has neither excessive width nor length. The abdomen, however, is still rather small, though the habit of holding the tip ventrally, together with the presence of an air bubble on this particular specimen rather prevents accurate observation of this point. The wings still project some distance beyond the apex of the abdomen.

REFERENCES

COCKERELL, T. D. A., 1909, Descriptions of Hymenoptera from Baltic Amber. — Schr. Phys. Ök. Ges. Königsberg, 50 (1): 1—25. — ROUSSY, M., 1937. Flore et faune d'insectes de l'ambre fossile de la mer baltique. — Gazette Apicole, Mars 1937. — ZEUNER, F. E., 1944, Fossil Honey Bees. — Brit. Bee-keep. Ass. London, 1944: 10. — ZEUNER, F. E., 1951. A Discussion of Time-rates in Evolution. — Proc. Linnean Soc. London, (1949—50), Sess. 162 (2): 124—130.

EINE NEUE SCHWIMMKÄFERART AUS DEN TERTIÄRGEBILDEN BÖHMENS

(Siehe Tafel VI, vor Seite 305)

PAVEL ŘÍHA, Prag

In dem bisher unbearbeiteten fossilen Insektenmaterial aus dem Miozän von Pochlovice bei Kynšperk (Nordwestböhmen) habe ich drei Exemplare eines Wasserkäfers entdeckt, dessen Zugehörigkeit zur Familie *Dytiscidae*, u. zw. der Subfamilie *Colymbetinae*, auf den ersten Blick zu erkennen ist. Die nähere Untersuchung ergab ihre Zugehörigkeit zu *Agabus*, einem artenreichen Genus, das jetzt fast ausschließlich in der holarktischen Region verbreitet ist. Funde fossiler Vertreter dieser Gattung sind jedoch sehr selten. Wir kennen bis jetzt nur acht tertiäre Arten, fünf aus dem Oligozän Europas und drei aus dem Miozän Amerikas (Florissant, Colorado).

Die drei Exemplare von Pochlovice gehören zu einer Art, deren Beschreibung unten folgt. Das erste Exemplar, das ich als Holotypus bezeichne, ist in zwei Stücke gespalten, von denen das eine (Holotypus A — Fig. 1 A) die ventrale, das andere (Holotypus B) die dorsale Innenseite des Chitinskeletts darstellt, während die dazugehörigen Außenseiten den entsprechenden Gesteinsstücken fest anliegen und nicht sichtbar sind. Das zweite Exemplar (Fig. 1 B) ist in Rückenlage erhalten, man sieht seine Unterseite. Bei dem dritten Exemplar (Fig. 1 C), in gleicher Lage, ist das Chitinskelett größtenteils abgelöst und dadurch verlorengegangen. Das Gesteinsstück zeigt daher den Abdruck der Dorsalseite.

Agabus lithax sp. n.

Der Körper ist ziemlich breit oval und dunkel gefärbt. Der Kopf zeigt zwischen den Augen zwei rundliche und unscharf begrenzte hellere Makeln. Auch die Seitenpartien des Halsschildes sind heller gefärbt, so daß man annehmen kann, daß bei dieser Art auf dem Halsschild, ähnlich wie bei den rezenten Arten, ein ziemlich breiter und unscharf begrenzter Seitensaum vorhanden war. Auf den dunkel gefärbten Flügeldecken gibt es insgesamt vier sublaterale hellere Fleckchen, und zwar auf jeder Flügeldecke ein längliches hinter der Mitte und ein rundliches vor der Flügeldeckenspitze. Die Unterseite des Körpers ist dunkel gefärbt.

Der Kopf ist breit, in den Prothorax tief eingezogen und beiderseits mit großen Komplexaugen versehen. Außer den schon erwähnten Makeln kann man auf der Oberseite des Kopfes keine weiteren Einzelheiten erkennen. Der Halsschild ist quer,

an der Basis 2,9mal breiter als lang. Seine Seitenränder sind schwach gerundet, nach vorn stark konvergierend, dick und sehr deutlich gerandet. Die Vorderecken sind stumpfspitzig, die Hinterecken bilden einen annähernd rechten Winkel und sind mäßig verrundet. Das Schildchen ist klein und dreieckig. Die Flügeldecken sind ziemlich breit, am Ende gemeinschaftlich abgerundet und ihre Epipleuren verschmälern sich in Höhe des ersten Abdominalsegments. Die Skulptur der Oberfläche des Halsschildes und der Decken ist leider nicht erkennbar.

Auf der Unterseite des Körpers kann man eine Reihe von morphologischen Merkmalen beobachten, von denen einige taxonomisch wichtig sind. Auf der Ventralseite des Kopfes ist das T-förmige Submentum sehr gut sichtbar und bei einem Exemplar ist auch der Abdruck der beiden kräftigen Mandibeln erkennbar; die übrigen Teile der Mundwerkzeuge sind bei keinem der untersuchten Exemplare erhalten. Das Prosternum ist in der Mitte gewölbt, fast dachförmig, der Prosternalfortsatz ist lanzettlich, beiderseits gerandet und am Ende zugespitzt. Die Naht zwischen dem Prosternum und der Propleure sowie die Naht zwischen dem Subnotum und der Propleure ist gut sichtbar. Die Ventralseite des Mesothorax ist bei den untersuchten Exemplaren ziemlich stark beschädigt, aber trotzdem kann man hier die schmal dreieckigen Mesepimeren und die Mittelpartie des Mesosternums, die zur Aufnahme des Prosternalfortsatzes vertieft ist, erkennen. Die Unterseite des Metathorax (Fig. 2) ist dagegen sehr gut erhalten. Das Metasternum ist in der Mitte durch eine Längsrinne in zwei symmetrische Hälften geteilt und läuft beiderseits in die schmal keilförmigen „Metasternalflügel“ aus. Der Vorderrand des Metasternums grenzt beiderseits an die dreieckigen Metepisternen. Hinter dem Metasternum folgt das Metasternellum, dessen Hinterrand in zwei breit verrundete Lappen ausgezogen ist. Die Coxallinien divergieren nach vorn stark. Die Hinterhüften sind groß und ihr Vorderrand ist infolge der schmalen Metasternalflügel weit nach vorn gezogen. Die Ventralseite des Abdomens besteht aus sechs Sterna, von denen das letzte am Hinterrand verrundet ist.

Ein Vorderbein und ein Teil des Mittelbeines ist nur bei der Holotype erhalten. Der Vorderschenkel ist breit, am vorderen Rande stärker konvex als am hinteren; die Schiene ist apikalwärts erweitert, am Ende abgeschrägt und etwa um die Hälfte schmaler als der Schenkel. Die Segmentierung des Tarsus sowie die Vorderklauen sind nicht erkennbar. Von dem Mittelbein ist nur ein kleines Stück erhalten, das wahrscheinlich ein Fragment der Tibie darstellt. Die Hinterbeine sind bei der Holotype und einer Paratype teilweise erhalten. Ihre Tibien sind am Ende abgeschrägt und mit zwei Endspornen versehen, von denen der längere fast so lang wie das erste Tarsenglied ist. Das zweite Metatarsalglied ist um die Hälfte kürzer als das erste, das dritte etwa so lang wie das vorhergehende; der Hinterrand der Metatarsalglieder ist gerade.

Körperlänge: 7,9—8,4 mm.

Fundort: In der oberen Schichtenfolge der *Cypris*-Schiefer (Miozän) in dem verlassenen Abraume „Boží požehnání“, nördlich von der Eisenbahnstation Pochlovice bei Kynšperk (Nordwestböhmen).

Die Holotype A und B sowie die Paratypen werden in den Sammlungen des paläontologischen Instituts der Karls-Universität in Prag aufbewahrt.

NOTES ON THE EVOLUTION OF THE RHOPALOCERA (Lep.)

F. E. ZEUNER

British Museum (Natural History), London

The construction in the British Museum (Natural History) of a series of exhibits which are intended to illustrate the evolution of the Lepidoptera has made it necessary to reconsider the evidence available for the phylogenesis of the Rhopalocera and the Grypocera. Over 30 fossil butterflies are already known, but none of them are so primitive as to shed light on the origin of the groups. This is due to their comparatively late age, which is Tertiary and Pleistocene, and even the earlier part of the Tertiary has not yielded material. Several localities formerly considered as Eocene have upon geological re-investigation been placed in the Oligocene, and it is safe to say that not one of the known fossil butterflies is more than about 40 million years old.

Nevertheless, about a dozen species are known from the Oligocene, and about 15 from the Miocene. Some of these are so well preserved that their classification presents no major difficulties. From the Oligocene there are identifiable one Papilionid, three Pieridae, one Lycaenid, two Nymphalidae, three Satyridae, and two Hesperidae. From the Miocene one Papilionid, two Pieridae, one Lycaenid, two Libytheidae, and nine Nymphalidae are known. These numbers are too small to regard the shift in the direction of the Nymphalidae as significant, although such trend is to be expected. The Pleistocene has yielded one Pierid, one Nymphalid and two Hesperidae all belonging to Recent species. In view of the fact that the average rate at which new species evolve is of the order of 500,000—1 million years, this is not surprising.

The Tertiary species that can be studied show that the modern phylogenetic level had already been reached by that time. Though generically distinct, they are not more primitive than Recent genera. A newly identified specimen from the Oligocene of the Isle of Wight (Gurnet Bay) [In. 10 384] is so closely related to the Recent genus *Euthalia* (Nymphalidae) that it could easily be placed there. The description will shortly be published elsewhere. This specimen, incidentally, serves as a warning not to regard unchecked identifications as reliable. On it was based Handlirsch's record of the presence of *Lithosia* in the Gurnet Bay deposits. He had simply accepted as correct the writing on a label written about a century ago. It should be added, however, that Scudder's and Cockerell's descriptions of fossil butterflies are generally very accurate. They show the same phenomenon, namely that the Oligocene and Miocene species are very closely related to existing forms, and in no way more primitive.

In view of the fact that the haustellate Lepidoptera are not likely to be older than the middle Cretaceous when the flowering angiosperms first appeared, this is remarkable. One would expect them to be comparable to the honey bees, but these were still evolving in the Oligocene, when *Apis* emerged from the ancestral *Electrapis*. This raises the question whether the haustellum was not after all developed rather earlier and in connection with the sucking of plant juices other than nectar from flowers. The evolutionary series from biting to sucking mouthparts is well preserved in the Micropterygidae, Eriocraniidae and primitive Microlepidoptera, and particularly clearly illustrated by Kusnezov's work of the Lepidoptera of the Prussian amber (1941).

But as regards the butterflies, they are overwhelmingly associated with flowers, and one would therefore prefer to derive them from some primitive stock not earlier than the middle Cretaceous. Fortunately, comparative morphological studies indicate that their phylogenetic history may have been simpler than is often supposed.

That the families comprised by the Rhopalocera are closely interrelated is obvious to all who have studied them seriously. Apart from larval and pupal characters, structure of body, legs, antennae and wing venation, the tracheation of the latter provides valuable information, since it holds clues to the origins of certain veins, sometimes in a surprising manner (Zeuner, 1943 a). In preparation for the study of the fossils, the writer has paid much attention to both tracheation and venation, especially of the Papilionidae (1943 b), for these are evidently the most primitive group.

The eggs of the Papilionidae are simple, round or flattened and virtually unsculptured. The caterpillars have in the first stage regular transverse rows of bristly tubercles, the pupa of some genera (*Archon*, *Parnassius*) rests in a cocoon in or on the earth, the anterior tibia has an epiphysis, all legs are fully developed in both sexes, and the *Troides*-group has two or three "anal" veins in the hindwing. In the Rhopalocera this is a primitive feature, shared to some extent with the Pieridae, in which two of these veins are present. The reduction of the anal area of the hindwing is very common in all Rhopalocera, and those possessing one equipped with the full complement of veins are certainly primitive. For this and other reasons the *Troides*-group of the Papilionidae must be regarded as the most primitive of all surviving Rhopalocera. The Pieridae (except Dismorphiinae) have already modified the venation of the forewing by the loss of M 2 (Zeuner, 1943 a, p. 292), but the anal area of the hindwing is undifferentiated and simply folded down along the side of the abdomen. In its tracheation (cp. Comstock, 1918, p. 333) it is possible to identify which veins the so-called anals are. Following the Cu A with its two branches, four tracheae are seen which Comstock calls 1 A to 3 A (the latter with two branches). Tillyard (1926) however was the first to recognise that Comstock's 1 A is a branch of the cubital complex, a fact noticeable even in Comstock's illustration, and since confirmed in several of my own preparations. It is therefore now possible to complete the "synonymy" of these veins given in my paper (1943 b) by correlating vein 1 with the Cu P of other insects, vein 1 a with 1 A, and the marginal 1 X (which is only occasionally present in the Troidini and altogether absent in the Pieridae) with 2 A.

The preservation of this original venation in the hindwing of the Troidini is due to its conversion into an up-turned scent organ in the males. This fact, which is irrelevant in the present context, has been fully discussed elsewhere (in 1942 c). What emerges is that of the two rhopalocerous families with the most complete hindwing venation, the Pieridae are the more highly evolved both in reduction of the forewing venation, the loss of the epiphysis and other characters. The bulk of the Papilionidae likewise is modified in various directions, but the Troidini combine the greatest number of primitive features. Some, however, like the pupal cocoon, are confined to the *Parnassius* branch of the family, in which the venation exhibits a number of reductions.

That the ancestral type of the Papilionidae was in many ways rather like *Archon* or, in pattern and wing-shape, like the female of *Sericinus*, though equipped with a fully-developed posterior anal area, is very likely. One cannot decide whether or not it is a coincidence that the only two known fossil Papilionidae are *Thaites ruminiana* Scudder (1875) and *Dorititis bosniaskii* Rebel (1898). In *Th. ruminiana* (of Oligocene age), the hindwing ends rather abruptly along a vein which is either Cu P or 1 A, and Scudder regarded this as the natural margin. In his very careful reconstruction, however, it looks more abrupt than in any species with reduced anal area, hence I prefer to leave it open whether the anal area is missing or reduced. In any case, however, this is a primitive Papilionid related to the *Thais* group.

The holotype of *Dorititis bosniaskii*, of Miocene age, is preserved in the Natural History Museum of Vienna. It has recently been studied by the writer. Though super-

ficially more like a *Parnassius*, this species has clearly a wider anal area than either *Parnassius* or *Archon*. As the hindwings lie close to the body it is difficult to decide how wide it was precisely and Rebel's reconstruction was certainly influenced by the narrow border of the Recent genera just mentioned. The extension of the wing membrane shows clearly that the anal area was wider than in either of these Recent genera, and this is to be expected in a primitive form.

It thus emerges that the most "primitive" Rhopalocera known may have been feeders on Aristolochiaceae, a well-known family of poisonous plants, as *Troides*, *Archon* and *Thais* are at the present day. This suggests that the Rhopalocera evolved from their ancestors owing to an adaptation to this family of plants, which conferred relative immunity and made it possible to live in plain daylight and, moreover, rendered rapid flight unnecessary. This appears to have happened repeatedly among the Lepidoptera. The 'poisonous' families are all vividly coloured and, at the same time, day-fliers (Zygaenidae, certain Arctiidae, Agaristidae, etc.). Once the new group had established itself, its slow and erratic flight may well in itself have proved to be of selective advantage, and the gradual spread to non-poisonous food plants was compensated for by the characteristic rhopalocerous manner of flight, which makes it difficult for birds to catch the insects. That fast-flying groups evolved subsequently, and that protective coloration became useful in the position of rest (for protection against lizards) goes without saying. It thus would appear that the Rhopalocera became day-fliers as a result of the adoption of a poisonous food-plant and a subsequent change in the manner of flight—an excellent example of the type of phylogenetic progress called *aromorphosis* by Severtzoff (1931; see also Zeuner, 1958).

The question now arises as to the ancestral group from which the Rhopalocera have arisen. Obviously, the foremost candidates are the Grypocera or Hesperidae, which have for a long time been associated with the former. In spite of the superficially different venation, this should not be regarded as impossible. Body structure, imaginal and larval, offers no obstacles. The anal area of the hindwing of the Hesperidae is more fully developed and more moth-like than that of the Rhopalocera. In the forewing, the un-stalked condition of all veins from R to Cu A 2, a family characteristic, is simply the result of a very long cell. The tracheation is fundamentally the same as in the Rhopalocera (see for instance Spuler, 1892: *Epargyreus tityrus* F.), and the traces of Cu P which are often present approach them to the Papilionidae. Forbes (1923) considers this descent as evident, perhaps a little too light-heartedly. Grote (1899) already felt strongly in favour of this, but he confined the rhopalocerous descendants of the Hesperidae to the Pieridae, Nymphalidae and Lycaenidae. The constancy of the venation suggests that the modern Hesperidae are not in the direct line of ancestry of the Rhopalocera, they thus appear to be a closely related side-branch.

This assumption would obviate the difficulty that, otherwise, one would have to derive the Hesperidae from ancestors with stalked veins and let them have descendants with the same.

The Hesperidae are known to exhibit many moth-like characteristics which it is hardly necessary to enumerate here (see for instance Zerny & Beier, 1936). Forbes holds that they are derived from the Castniidae which in turn are an offspring of the Cossidae, a view with which I am for the present inclined to concur. But the Cossidae are large primitive Microlepidoptera. This, if correct, would confirm that the line of descent of the Rhopalocera is, after all, quite a short one, and their relatively late and sudden emergence from a very primitive Microlepidopterous stock is conceivable.

REFERENCES

- COMSTOCK, J. H., 1918. The Wings of Insects. — 430 pp. — Ithaca. — FORBES, W. T. M., 1923. The Lepidoptera of New York and neighbouring States. — Mem. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta., 68, 729 pp. — GROTE, A. R., 1899. Genealogical Trees of Butterflies. — Proc. Amer. phil. Soc., 38, pp. 147—154. — KUSNEZOV, N. J., 1941. A Revision of the Amber Lepidoptera. — Inst. Paléont. Acad. Sci. URSS, 136 pp., 31 pls., — Moscow. — REBEL, H., 1898. Fossile Lepidopteren aus der Miocänformation von Gabbro. — Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl., 107 (1), pp. 731—745. — SCUDDER, S. H., 1875. Fossil Butterflies. — Mem. Amer. Assoc. Adv. Sci., 1, 97 pp. — SEVERTZOFF, A. N., 1921. Morphologische Gesetzmäßigkeiten der Evolution. — 371 pp. — Jena. — SPULER, A., 1892. Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeädern der Schmetterlinge. — Z. wiss. Zool., 53, pp. 597—646, pls. 25—26. — TILLYARD, R. J., 1926. The Insects of Australia and New Zealand. — 560 pp., 30 pls. — Sydney. — ZERNY, H. & BEIER, M., 1936. Lepidoptera. In: Kükenthal & Krumbach, Handbuch der Zoologie, 4 (2), pp. 1554—1728. — Berlin & Leipzig. — ZEUNER, F. E., 1942. Two new Fossil Butterflies of the Family Pieridae. — Ann. Mag. Nat. Hist., (11) 9, pp. 409—416. — ZEUNER, F. E., 1943 (a) On the Venation and Tracheation of the Lepidopterous Fore Wing. — Ann. Mag. Nat. Hist., (11) 10, pp. 289—304. — ZEUNER, F. E., 1943 (b). Studies in the Systematics of *Troides* Hübner. — Trans. Zool. Soc. London, 25 (3), pp. 107—184. — ZEUNER, F. E., 1958. Dating the Past. — 4th ed., 516 pp., 27 pls. — London. (See Chapter XII.)

DIE PALÄOENTOMOLOGIE IN DER UDSSR.

B. B. ROHDENDORF

Die Untersuchungen der Insekten der geologischen Vergangenheit sind mit dem Namen des berühmten österreichischen Entomologen Anton Handlirsch untrennbar verbunden. Vor 50 Jahren hat Handlirsch — zum ersten Male in der Geschichte der Paläoentomologie — einen vollständigen Bericht über alle bekannten fossilen Insektenreste gegeben. Sein klassisches Werk — „Die fossilen Insekten“ — stellt die wichtigste Entwicklungsstufe in der Geschichte der Paläoentomologie vor und regt bis jetzt weitere Forschungsstudien auf diesem Gebiet der Paläozoologie an. In diesem Werke Handlirschs liegt, außer der vollständigen Übersicht der zu Anfang des XX. Jahrhunderts bekannten fossilen Insekten, auch eine breit argumentierte Theorie der Phylogenese dieser Arthropodenklasse vor. Der große Wert der Tätigkeit Anton Handlirschs, eines der bedeutendsten Entomologen der Welt zu Beginn des XX. Jahrhunderts, des ersten evolutionären Paläoentomologen, ist unbestreitbar. Deshalb ist es für mich besonders ehrenvoll und angenehm, gerade hier, in Wien, in der Heimat des Begründers der neuen Paläoentomologie, über die Entwicklung und die Ergebnisse der sowjetischen paläoentomologischen Forschungen zu sprechen.

Eine große Bedeutung in der Entwicklung der Paläoentomologie spielten die Arbeiten von A. W. Martynov. Man hält die Arbeiten von Martynov deshalb für wichtig, weil er als erster in der UdSSR mit der planmäßigen Erforschung der fossilen Reste der Insekten begonnen hat. Über die Bedeutung der Arbeiten von Martynov im Rahmen der Paläozoologie wird relativ wenig gesprochen; die Bedeutung seiner Untersuchungen wird zwar nicht bestritten, aber nur als unser nationaler Erfolg gewertet.

Eine derartige Einschätzung der Arbeiten von Martynov mindert erheblich die wirkliche Bedeutung dieses Mannes für die Geschichte der Paläozoologie. Es ist klar, daß die Rolle von Martynov nicht nur im Rahmen der Entwicklung der sowjetischen Paläoentomologie gesehen werden kann. Seine Tätigkeit und seine vielseitigen wissenschaftlichen Arbeiten haben die gesamten weiteren Forschungen über die fossilen Insekten befruchtet.

Diese Schlußfolgerung wird besonders deutlich, wenn wir an den Stand der Erforschung der fossilen Reste der Insekten zu Beginn von Martynovs Tätigkeit zurückdenken. Zu dieser Zeit wurde umfangreiches Material über die Insekten verschiedenartiger Faunen zusammengetragen. Das bekannte dreibändige Werk von Handlirsch faßt die Arbeiten des vorigen Jahrhunderts zusammen. Es wurde ergänzt durch die Arbeiten von Handlirsch selbst und weiteren Forschern, z. B. Sellards, Bolton und insbesondere von Tillyard, dem australischen Entomologen, der etwas früher als Martynov mit seinen Forschungen begonnen hatte. Das alles ergab die Basis, auf der Martynov mit dem Studium der fossilen Insekten baute.

Um die Bedeutung von Martynovs Arbeiten einzuschätzen, muß man den Charakter der paläoentomologischen Untersuchungen kennen, die als Basis für diese Arbeiten dienten und sich als Fauna-Beschreibungen kennzeichnen lassen. Es ist dabei zu berücksichtigen, daß es zu jenen Zeiten keine Spezialisierung unter den Paläontologen gab: ein Forscher untersuchte und beschrieb die Vertreter der mannigfaltigsten Ordnungen und Gruppen. Diese Universalität war die Ursache für die niedrige Qualität der Beschreibung und Vergleichung des fossilen Materials. Bei der Erforschung der Gegenwarts-Fauna ist deshalb eine solche Universalität eines einzelnen Forschers undenkbar, da ein einzelner Mensch die gegebene Mannigfaltigkeit aller Ordnungen der Insekten einfach nicht mehr erfassen kann.

Am Anfang seiner Tätigkeit folgte Martynov selbstverständlich dem Beispiel seiner Vorgänger und versuchte ganze Fauna-Komplexe zu beschreiben. Aber bald schon stellte er sich wie Tillyard und andere Paläoentomologen auf die Erforschung spezieller Ordnungen oder Gruppen ein. Nur der Mangel an Paläoentomologen verhinderte Martynov, eine Spezialisierung auf diesem Gebiete der Paläozoologie in dem erforderlichen Umfange durchzuführen, obschon ihm die Notwendigkeit einer derartigen grundsätzlichen Umgestaltung der Arbeit vollkommen klar war.

Als vielseitiger Zoologe hat Martynov schon zu Beginn seiner paläoentomologischen Tätigkeit die Bedeutung der funktionsökologischen Methodik bei der Untersuchung der Flügel von Insekten erkannt. Die Einführung der Teilung aller Flügel-Insekten in zwei Hauptgruppen, *Palaeoptera* und *Neoptera*, hat sehr schnell die die Unabhängigkeit der Entstehung der wenig spezialisierten Blattodea von den Palaeodictyoptera bewiesen. Die wichtigste Neuerung Martynovs bestand im wesentlichen in der Einführung der phylogenetischen Analyse, also der systematischen Untersuchung der fossilen Insekten in der Praxis. Und wenn Handlirsch bei seinen phylogenetischen Untersuchungen den Zusammenhang der Ordnungen untereinander bestimmte und die phylogenetischen Schemata aufbaute, so wurde bei Martynov die Beschreibung jeder einzelnen Form an sich, die Behandlung dieser oder jener phylogenetischen Veränderung oder eines systematischen Unterschiedes von dem Versuch begleitet, den Evolutionsprozeß zu deuten. Dabei wies Martynov auf das Primäre und Sekundäre der zu beobachtenden Änderungen hin. Es läßt sich sagen, daß Martynov die phylogenetische Methodik als ein entscheidendes Element jeder einzelnen systematischen Beschreibung des fossilen Insektes einführte. Aber das Wichtigste an Martynovs Untersuchungsmethodik war natürlich die Durchführung der speziellen zoologischen Untersuchungen an dem neuen Material selbst. So sind z. B. zu nennen: seine bekannten Forschungsarbeiten über die Morphologie der Dermaptera, vieler Orthoptera, Blattodea, Trichoptera und anderer Insekten. In diesen Arbeiten ging er beim Vergleich der Fossilien von dem erforschten gegenwärtigen Material für die nächsten Gruppen der Insekten aus. Im Ergebnis wurde dem paläoentomologischen Material eine rein zoologische Beleuchtung verliehen, die es ermöglichte, von den funktionellen Eigentümlichkeiten mit einer hohen Glaubwürdigkeit zu sprechen. Diese Einführung der zoologischen Methodik in die Forschung der

Insekten vergangener Epochen der Erdgeschichte ist eine der wichtigsten Seiten in den Forschungsarbeiten von Martynov.

In der Methodik der paläoentomologischen Forschung von Martynov werden also besonders fortschrittliche und produktive Richtungen — spezialisiertes Studium einzelner Gruppen, phylogenetisch-ökologische Richtung und breite Einführung der zoologischen Untersuchung vereinigt; dies alles zeichnet Martynovs Arbeiten von allen anderen Arbeiten aus.

Es läßt sich mit vollem Recht sagen, daß die Arbeiten von Martynov den Charakter der Forschung der fossilen Reste stark verändert haben und diesen Teil der Paläontologie zu einer wirklichen Paläozoologie gemacht haben.

Die von Martynov erreichten methodischen Erfolge und Entdeckungen neuer Faunen und neuer phylogenetischer Fakten aus der Geschichte der Insekten wurden zur Basis der weiteren Entwicklung der Paläoentomologie in unserem Land. Es genügt zu erwähnen, daß z. Z. über 230 Fundorte der fossilen Reste der Insekten in verschiedenen Regionen der UdSSR bekannt sind. Die Anzahl des zusammengetragenen Materials erreicht nur im Paläontologischen Institut der Akademie der Wissenschaften der UdSSR über 30.000 Exemplare. Diese Angaben zeigen ganz unverkennbar die in unserem Land in der Erweiterung der Paläoentomologie erreichten Erfolge.

Außer den Angaben von den zusammengetragenen Materialien über die fossilen Reste der Insekten ist in der UdSSR noch das Vorhandensein eines ganzen Kollektivs von Spezialisten in einzelnen Gruppen der Insekten, die gemeinsam die Faunakomplexe verschiedenen Alters erforschen, zu betonen.

Daneben wurden auch einige verallgemeinernde Forschungen fortgesetzt; es wurde dabei auch das rein zoologische Material verwendet.

Es läßt sich sagen, daß alle methodischen Erfolge von Martynov in der Paläoentomologie ihre weitere Entwicklung bekommen haben und als wichtige Faktoren zur Vervollkommnung der Arbeit dienten.

Ich möchte nur ganz kurz einige neue Angaben erwähnen, die von dem Kollektiv der sowjetischen Paläoentomologen in der Phylogenie der Insekten und deren Geschichte in der letzten Zeit erhalten wurden.

Das ist vor allem die Entdeckung des ersten devonischen Insektes, das in den oberdevonischen Ablagerungen im Nord-Uralgebiet (Uchta) gefunden wurde. In diesem fossilen Rest sind der vordere und der hintere Flügel mit schlecht erhaltenen Resten des Thorax zu unterscheiden. Der vordere Flügel ist dicht, häutig, und besitzt wenige feste Adern. Der hintere Flügel ist nur etwas dünner, mit wenigen Adern. Die Stelle dieser Form (*Eopteron devonicum* Rohdendorf 1961) im System ist noch nicht endgültig geklärt. Die große Bedeutung dieses Fundes ist aber auch heute ganz klar. Es ist offensichtlich, daß wir zum erstenmal ein Insekt sehen, das den Ausgangsformen der Blattodea nahesteht und dabei der Vertreter einer besonderen Ordnung (*Archaeoptera* ordo nov.) ist. Die arme und eigenartige Äderung der Flügel ist sehr beachtenswert. Die geringe Heteronomie der Flügel und besonders ihre nach hinten gerichtete Position weisen auf die Zugehörigkeit dieser Form zu den *Neoptera*. Sehr wichtig ist die frühe Erscheinung der Elytropterygie in der Geschichte der Insekten, bei welchen das Leben in versteckten Stationen mit einer gleichzeitigen Vervollkommnung der Flugfähigkeiten vielleicht parallel ging.

Das andere wichtige Neue in der Phylogenie der Insekten in den letzten Jahren war die Beschreibung von A. G. Sharov der neuen Ordnung der *Monura*, die den Thysanura sehr nahe stehen. Diese Tatsache ist schon aus der Literatur bekannt, und ich möchte

nur die große phylogenetische Bedeutung der entdeckten Insekten-Gruppe betonen. Das Fehlen der Cerci bei der starken Entwicklung des Paracercus, das Vorhandensein einer Reihe archaischer Eigentümlichkeiten in der Struktur des Kopfes und eine deutliche Ähnlichkeit mit den Thysanura sowie der einfache Prätarsus — das alles sind vollkommen überraschende Eigentümlichkeiten dieses alten Apterygoten. Es läßt sich z. Z. nur sagen, daß unsere Kenntnisse in der Phylogenie der Vorfahren unserer Insekten und anderer Tracheaten noch sehr lückenhaft und unvollkommen sind. Die existierenden Annahmen über die Ähnlichkeit der Insekten mit den Myriapoden lassen sich wahrscheinlich noch ernst überprüfen und genauer bestimmen.

Sehr wichtig sind auch die neuen Funde einiger Insekten-Gruppen in älteren Ablagerungen. Diese Tatsachen ändern wesentlich die Vorstellung von der Entstehungszeit dieser Gruppen und machen dadurch einschneidende Korrekturen in den phylogenetischen Schemata. So ist der Fund echter Thysanura in triadischen Ablagerungen des Südural-Gebietes (Sharov) — die Thysanura waren bis zu diesem Fund nur aus tertiären Faunen bekannt. Die echten Coccideen wurden im unteren Perm des Kusnetz-Beckens entdeckt (Becker-Migdisova) — früher ließen sich diese nur in der Kreidezeit nachweisen. Ferner sind auch viele Coleoptera im unteren Perm (Rohdendorf), die früher nur in mesozoischen Schichten gefunden wurden. Höchst wichtig ist auch die Entdeckung von echten Trichoptera im unteren Perm (Martynova); bis zu diesem Moment waren diese nur aus dem oberen Perm bekannt. Interessant ist die Entdeckung der mannigfaltigen Diptera-Faunen in der Trias (Rhodendorf); diese Insekten-Gruppe war bis jetzt nur aus dem Jura gut bekannt. Es ist noch, letzten Endes, der Fund des ersten echten Hymenoptera Aculeata in den Ablagerungen der Kreidezeit in Sibirien zu erwähnen (Sharov), welche Gruppe früher nur aus tertiären Ablagerungen bekannt war.

Die obengenannten phylogenetischen Entdeckungen und Funde neuer Formen sind noch durch Erwähnung einer Reihe neuer Forschungen in der Entwicklung und Morphologie, die diese mit neuen interessanten Tatsachen bereichern, zu ergänzen. Dazu gehören die Erforschungen einiger Plecoptera-artigen Insekten, welche die Annahme von der Existenz mehrerer geflügelten Phasen auch bei ihnen ermöglichen, wie das bei den Eintagsfliegen mit dem Subimago der Fall ist (Sharov).

Wie ich darauf bereits hingewiesen habe, wurde in der UdSSR die Erforschung der Faunen verschiedener vergangener Epochen der Erdgeschichte wesentlich erweitert. Davon zeugen die obenangeführten Zahlen der entdeckten Fundorte und reichen Fauna-Komplexe. Als konkrete Veranschaulichung der Fauna-Erforschungen möchte ich die von dem Paläontologischen Institut der Akademie der Wissenschaften der UdSSR durchgeführte bekannte Arbeit über die paläozoischen Insekten des Kusnetz-Beckens kurz charakterisieren.

Diese Region Süd-Sibiriens wurde für die Erforschung der Fauna speziell gewählt, da sie außer der direkten praktischen Bedeutung einer derartigen Forschungsarbeit — der Beleuchtung und Charakteristik einzelner Ablagerungen, nach deren Fauna-Bestand — auch dadurch interessant war, daß es hier auf einem verhältnismäßig begrenzten Territorium viele Ausläufe der Sedimentgesteine gibt, in welchen sich die Insekten-Reste nachweisen ließen.

Die von vier Entomologen unseres Institutes vorgenommene kollektive Erforschung der Insekten der paläozoischen Faunen des Kusnetz-Beckens hat interessante und wichtige Resultate ergeben. Es wurden hier vor allem über 30 Fundorte entdeckt, die über 5000 Reste enthielten: viele Fundorte ergaben sehr reiche Sammlungen der Reste, die sich nach einigen Punkten als viele Hunderte berechnen lassen. Die gesamte Zahl

der erforschten Arten hat sich als unerwartet groß erwiesen: es wurden über 420 Arten der 21 Ordnungen bestimmt. Diese Anzahl der in einer Region gefundenen fossilen Insekten ist sehr groß und hat keine Analoga für irgendwelche andere paläozoische Faunen.

Die entdeckte mannigfaltige paläozoische Fauna Süd-Sibiriens läßt sich vor allem durch ihre außerordentliche Eigenartigkeit kennzeichnen. Es hat sich erwiesen, daß aus der im Paläozoikum des Kusnetz-Beckens gefundenen Zahl der Gattungen 136, das heißt vier Fünftel von der gesamten Zahl (170), hier zum erstenmal entdeckt wurden. Sehr groß ist auch die örtliche Eigenartigkeit der Familien: aus der Gesamtzahl 71 wurden 64 nur hier nachgewiesen. Diese merkwürdigen Tatsachen lassen sich nur durch starke paläogeographische Isolierung der erforschten Region im Paläozoikum, und zwar des Kontinentes Angaris, der den größten Teil des gegenwärtigen Asiens umfaßte, erklären. Die erwähnte Eigenartigkeit der Insekten spiegelt die Isolierung und andere Klima-Eigentümlichkeiten dieser bis heute praktisch unbekannten angarischen Fauna wider.

Man hat z. Z. mit der Zusammenstellung des Materials in mesozoischen Faunakomplexen begonnen. Dieser Teil der Paläoentomologie ist nicht nur für die Beleuchtung der Fauna der genannten geologischen Zeitabschnitte, sondern insbesondere für die Aufdeckung der Richtungen in der historischen Entwicklung der meisten großen Ordnungen der gegenwärtigen Fauna wichtig. Wie bekannt, ging eben im Mesozoikum das Werden der Hauptgruppen — der Überfamilien und der Familien der heute am meisten verbreiteten Insekten (der Coleoptera, Hymenoptera, Diptera, Lepidoptera und anderer Ordnungen) — vor sich. Besonders wichtig ist der Umstand, daß die mesozoischen Fundorte der Insekten-Reste fast ausschließlich in Asien und in Europa bekannt waren. Die Forschungen der sowjetischen Paläontologen auf diesem Gebiete sind dadurch noch wichtiger.

Die mesozoischen Faunen, und zwar die jurassischen Insekten, wurden von A. W. Martynov erforscht. Diese Arbeiten werden auf dem Gebiete des Studiums der Phylogenie und der Systematik verschiedener Ordnungen fortgesetzt. Es ist zu vermerken, daß im Laufe der allerletzten Jahre neue interessante Materialien über die wenig untersuchte Fauna der Trias in Mittelasien erhalten wurden. Sehr wichtig sind letzten Endes auch reiche Funde von Insekten-Resten im Jura Ost-Sibiriens, die es ermöglichen, die Fauna verschiedener Epochen der jurassischen Periode auf dem genannten Territorium zu beleuchten. Es ist noch darauf hinzuweisen, daß diese Fauna auf dem Territorium Chinas sehr verbreitet ist und daß die Forschungsarbeiten über die mesozoischen Insekten wahrscheinlich im engen Kontakt und enger Zusammenarbeit mit unseren Kollegen, den Entomologen der Volksrepublik China, durchgeführt wird.

Die Erforschung tertiärer Faunen ist eines der zurückgebliebenen Gebiete in der Paläoentomologie unseres Landes. Es läßt sich sagen, daß auf diesem Gebiet die Notwendigkeit der maximalen Vielseitigkeit der Kenntnisse in der gegenwärtigen Fauna der Erde und dadurch die Notwendigkeit der besonders engen Spezialisierung des Wissenschaftlers am deutlichsten zutage tritt.

Indem ich mein Referat abschließe, möchte ich noch kurz auf die Perspektiven der Erweiterung paläontologischer Forschungsarbeiten in den erwähnten Richtungen hinweisen. Die Erforschung der fossilen Insekten-Reste mit zoologischen Methoden, die parallele Untersuchung der Morphologie bei nahen gegenwärtigen Gruppen, die Beleuchtung der funktionalen Bedeutung der beobachteten phylogenetischen Veränderungen und vor allem — dem Flügelgeäder — dies alles ergibt äußerst wertvolle

Angaben über die Wechselbeziehungen verschiedener Gruppen und ermöglicht es, das System klar zu gestalten. Besonders wichtig ist auch die Tatsache, daß parallel mit den wichtigen Ergebnissen für die Zoologie und Biologie im ganzen die Erforschung der fossilen Insekten-Reste und deren Fauna-Komplexen auch für praktische Zwecke der Geologie, und zwar für die Biostratigraphie, sehr wichtig ist. Wie bekannt, werden die Fundorte der Insekten-Reste sehr oft mit den Fundstätten vieler Bodenschätze, vor allem der Kohle, verbunden. Dies letzte bestimmt auch die Bedeutung der Paläoentomologie.

LATE QUATERNARY INSECT ECOLOGY

R. G. PEARSON

Manuskript nicht eingegangen

ABSTRACT

A study has been made of the beetle remains in four late-Quaternary deposits from the British Isles. It has been established that the fauna changes with time, and corresponds ecologically to the flora, as represented by the pollen diagrams from the sites. The oldest of the deposits, that from Sidgwick Avenue, Cambridge, deposited at the end of the last Interglacial period, has a fauna with a rather more northerly distribution than that of the area at the present day. A Full-glacial deposit from Colney Heath, dated by radiocarbon analysis at 12,000 B. C., has a fauna comparable with that of the Murmansk and Archangel regions, and a deposit from St. Bees, West Cumberland, dated by radiocarbon analysis at c. 9,000 B. C. and laid down during the Allerød climatic oscillation, has a fauna comparable with that of Central Scandinavia, but including species with a markedly continental distribution not occurring as far west as the British Isles today. Beetles from a fourth, post-glacial, deposit, of recent origin, are similar to the present fauna of the area. It is apparent that there have been widespread changes in the distribution of species and faunal associations, correlated with the successive climatic deterioration and amelioration. This coincides with the conclusions of botanists and of the Danish entomologist, the late Dr. Kai Henriksen.

SEKTION II

MORPHOLOGIE, ANATOMIE UND ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

QUELQUES NOTIONS FONDAMENTALES EN MORPHOLOGIE ANIMALE

FRANÇOIS J. GOUIN

(Musée Zoologique de l'Université et de la Ville, Strasbourg-France)

Qu'il soit de temps en temps nécessaire de réfléchir sur les fondements et les principes de la science à laquelle on se consacre, nul ne le contestera. Voilà pourquoi, je présente ici ces quelques réflexions qui ont mûri au contact autant du travail de recherche que de divers courants d'idées, souvent contradictoires, et dont certains aboutissent au domaine philosophique. Une étude exhaustive de tous les problèmes de la morphologie ne saurait être donnée ici et notamment les questions du vocabulaire sont laissées de côté, me contentant de renvoyer à H. Weber (1) et de faire remarquer que la plupart des termes utilisés en Morphologie ont été créés par les Systématiciens et ont, de par leur origine, un sens topographique. Transposées en Morphologie, ils doivent être définis à nouveau, comme, par exemple, le terme *sternum* (2).

La morphologie a pour objet formel propre l'étude comparative, anatomique et fonctionnelle, des plans d'organisation des êtres vivants, de les ordonner, d'établir les corrélations des appareils et de leurs organes et d'en rechercher la raison d'être.

La morphologie, ou science du *proprium* quid de l'être vivant, est quant à son objet et ses principes, distincte des autres sciences s'intéressant à la forme animale: la cytologie, l'histologie, l'anatomie et l'embryologie d'une part et d'autre part la taxinomie, mais entretient avec elles des rapports étroits. Le morphologiste devra donc en premier lieu faire appel à des méthodes et des principes morphologiques pour résoudre les problèmes qui se posent à lui; mais dans l'élaboration des données analytiques obtenues par l'étude des structures, il utilisera les renseignements fournis par les autres sciences (3).

Particulièrement étroits sont les rapports de la morphologie avec la taxinomie. Une distinction d'ailleurs, très discutée, rejetée par certains, mais que je crois fondée dans la réalité, s'impose ici entre la microévolution et la macroévolution, entre les catégories inférieures et supérieures de la Systématique. Personnellement je placerais la jointure à la Famille qui semble être la catégorie systématique « nodale », fondamentale, en morphologie (4). Les objets formels de ces deux sciences, morphologie et taxinomie, tendent à se confondre pour les divisions majeures du règne animal où la taxinomie semble s'effacer devant la morphologie; ce sera l'inverse pour des divisions inférieures, ce renversement des tendances se faisant, à mon sens, au niveau de la famille.

Le travail analytique de la dissection et de l'examen des coupes ayant dissocié les appareils en leurs organes et éléments constitutifs, connus ainsi dans leurs moindres détails structuraux et leurs connexions, appelle la synthèse. Par la comparaison des

organes et des appareils, pourra être dressé, sous une forme déterminée, le plan de structure-type (1), principe d'unification et d'unité des structures extrêmement diverses. Autour de ce plan-type s'ordonneront les autres plans de structure, les uns en étant proches, d'autres se situant par échelons intermédiaires dans une dérivation plus lointaine (5). C'est ici qu'intervient la notion de type formel que je puis me contenter ici d'évoquer en précisant que ma position sur ce point est très proche de celle de H. Weber (1); mais plutôt que de dresser un schéma, souvent source d'erreurs, je préfère exemplifier le plan structural prototypique sur une forme concrète, telle que *Perla* (2).

Au cours de ce travail d'élaboration, la pensée sera guidée comme par une « boussole » (selon l'expression de Geoffroy) par une notion qui est fondamentale, mais d'inspiration anatomique: la notion d'homologie. Très discutée, elle appelle une mise au point.

Ce fut Aristote qui l'introduisit en biologie, et, par elle, un principe unificateur, bien qu'il ne distinguât pas entre l'analogie de fonction et l'analogie de structure. « Certains animaux, écrit-il, n'ont les parties identiques ... que par analogie: C'est le cas ... de la main par rapport à la serre ... » (6) L'exemple cité dans ce texte montre bien que l'analogie dont parle Aristote est l'homologie des auteurs modernes. Les ouvrages d'Aristote avaient force de loi pendant de longs siècles jusqu'à l'orée des Temps Modernes. Cette situation changera au début du XIX^e siècle, sous l'impulsion de Geoffroy-Saint-Hilaire à qui est due la notion d'homologie. Esquissée dès 1796 dans un mémoire sur les Makis, plus nettement tracée déjà dans un mémoire de 1807, cette notion est précisée sous la forme d'une « théorie des analogues » dans le Discours préliminaire de la « Philosophie Anatomique » (1828) et reprise, approfondie, défendue avec force dans les « Principes de Philosophie Zoologique » (1830), ouvrage dans lequel Geoffroy livre au public les actes de la dispute mémorable avec Cuvier, au sein de l'Académie des Sciences de Paris, dispute qui a eu un si profond retentissement, surtout en Allemagne d'où lui vient l'approbation et l'estime de Goethe. C'est aussi à Geoffroy que nous devons le « principe des connexions »: « ... la seule généralité, écrit-il en 1818 (p. XXV), ... est donnée par la position, les relations et les dépendances » ... des « organes » qui sont « plutôt altérés, atrophies, anéantis que transposés » (p. XXX). C'est là clairement exprimé ce qui fait l'essence de l'homologie; le terme même ne sera créé qu'en 1848 par Owen qui, en se référant à Geoffroy, en donnera aussi une définition concise bien que trop générale: « the corresponding parts in different animals ... being homologous ».

Acquise sur des données d'anatomie comparée des Vertébrés et définie sans équivoque, cette notion subira à l'époque postdarwinienne de multiples vicissitudes qui l'altéreront gravement et distendront son sens premier: la référence à la phylogénèse, introduite dans la définition même du concept, l'enfermera dans un cercle vicieux ou la dissoudra; les disciplines expérimentales la rejeteront; la psychologie comparée tendra à l'emprunter. Comme la notion d'homologie est, en morphologie animale, un principe directeur, il me semble indispensable d'en préciser, en quelques mots, la nature et la portée.

La notion d'homologie est, dans sa source, d'ordre anatomique et créée pour les besoins de l'anatomie comparée. Nous devons la laisser au service de la morphologie et lui restituer son sens premier afin de lui conserver son efficacité.

L'on peut donc définir: « Sont dits homologues les organes de même structure histologique, ayant, dans les plans d'organisation subordonnés, la même situation et les mêmes connexions que dans le plan structural général, mais qui sont variables dans leur forme ». L'homologie a en morphologie une valeur instrumentale et n'en est pas la fin, l'objet propre.

Etant une notion analogique, elle comprend ressemblances et différences. Il est d'abord évident que des organes homologues doivent être de même nature et structure histologiques. Les différences sont données par la variabilité de la forme, souvent très grande, des organes homologues; les connexions offrent les critères auxquels on les reconnaîtra.

Analogie implique différence; pour que l'on puisse faire intervenir la notion d'homologie, il faut donc qu'il y ait quelque différence notable. Cela exclut d'abord, cela va de soi, toute comparaison entre représentants d'une même espèce. Mais encore, dans les catégories inférieures, l'homologie tend à se confondre avec identité: les variations de forme ou d'aspect sont trop minimes ou trop superficielles pour que l'on puisse la faire intervenir. Au contraire, vers le haut de l'échelle, cette notion devient évanescence: d'une classe à l'autre, les différences sont trop importantes et trop fondamentales pour qu'une homologie puisse se faire sans de grandes difficultés; enfin elle n'est valable que dans un même embranchement. C'est donc dans la comparaison des plans structuraux ordinaux et familiaux que l'homologie trouve son domaine de pleine application.

Dans un autre ordre d'idées, il conviendrait de rappeler que parler d'homologie pour désigner les organes métamériques d'un même individu est faire un usage impropre du terme, car les connexions sont autres: il faut dire ici homonomie; de même, il serait souhaitable que les autres disciplines emploient d'autres termes, sous peine de faire perdre au terme homologie son univocité, condition sine qua non d'une définition.

Un autre point mériterait une étude plus poussée que je ne puis le faire ici. Certains auteurs, en effet, parlent d'homologie à propos de parties d'organes, p. ex. les tubercules des dents molaires. J'ai le sentiment très net que c'est à tort: ce sont les dents en tant qu'unités de structure, auxquelles l'homologie me paraît applicable et non pas à l'une de leurs parties. Et c'est ainsi que la notion d'homologie apparaît liée à la notion d'organe qui désignerait un élément d'un appareil ayant une structure histologique déterminée, souvent complexe, élément qui présente une certaine individualité et possède des fonctions propres et précises dans l'appareil dont il est partie. Dans la pratique l'on pourrait retenir qu'un organe peut se détacher de l'ensemble dans lequel il se trouve sans qu'il soit mutilé ou dissocié: la mandibule, par exemple, mais pas les dents qu'elle porte, la maxille, mais pas la lacinia ni la galéa, le stipes ou le palpe, l'antenne et non pas ses articles ou ses anneaux. Il en est notamment ainsi des sutures des téguments des insectes: certaines n'ont qu'un rôle fonctionnel (7); d'autres, inscrites dans le plan structural, peuvent être l'objet d'homologation.

Si la morphologie est une « confrontation des styles », elle est aussi étude comparative du fonctionnement des organes et l'homologie, principe anatomique, appelle aussitôt un autre plus fondamental qui le subordonne: la loi de la corrélation des organes. Cuvier (1812, 1821, 1830) l'a jadis énoncée; il a fait de fréquentes et fructueuses applications de ce principe, d'une si grande valeur heuristique, qui tient à la fois de l'anatomie comparée proprement dite et de son aspect fonctionnel. L'« anatomie comparée » doit être complétée par l'étude du fonctionnement des appareils analysés, déduit des connexions des organes et par l'observation directe sur le vivant. Car, ce n'est que sur le vivant qu'apparaîtra, comment les divers organes d'un appareil, coaptés jusque dans leurs moindres détails structuraux, synchronisent et coordonnent leur activité dont le résultat précis sera en rapport avec les besoins vitaux de l'organisme considéré. „Die Betrachtung lebendiger Gestalten fordert . . . eine funktionelle Analyse“ dit. A. Strenger (7). Un exemple parmi beaucoup d'autres sera pris parmi les larves des Chironomidae: la coordination extrêmement précise des organes et éléments étroitement coaptés du labrum, des mandibules, des maxilles, du labium et de l'hypopharynx d'une part entre eux et d'autre part avec les musculatures cibariale et pharyngienne assure la saisie et

l'ingestion de la nourriture (8). Cette étude comparative montrera quelles modifications subissent les organes homologues en corrélation avec leurs fonctions précises dans l'économie des organismes étudiées et révéleront les subtiles correspondances entre un organisme et son milieu, correspondances évoquées jadis par G. Cuvier (9) quand il écrivit que le « principe rationnel particulier à l'histoire naturelle est celui des conditions d'existence; ... les différentes parties de chaque être doivent être coordonnées de manière à rendre possible l'être total, non seulement en lui-même, mais dans ses rapports avec ceux qui l'entourent ».

Deux notions, subordonnées l'une à l'autre, se présentent ici à nous. Car « les conditions d'existence », ajoute Cuvier, sont « vulgairement nommées causes finales ». C'est en effet l'idée de finalité qui s'offre d'abord. Mais cette notion appartient en propre au domaine philosophique; le morphologiste, lui, constatera la concordance certaine des structures et de leurs fonctions et en recherchera les lois. Aussi bien, la question de savoir à qui revient la primauté, à la structure ou à la fonction, n'a-t-elle pour le morphologiste qu'un intérêt relatif: pour lui, structure et fonction sont deux « données immédiates » et indissolublement unies. Ajoutons, toutefois, que Kälén reconnaît à la morphologie la primauté logique et reste ainsi dans la tradition de Cuvier qui, au temps de Lamarck, proclamait: « La forme du corps vivant est plus essentielle que sa matière » (9).

L'autre notion, dominante, celle là, mais aussi beaucoup plus vague, échappant même à toute définition, est celle qu'exprime le terme « *Ganzheit* », intraduisible en français, tant il a été chargé de sens divers se référant à des options idéologiques variées depuis que Cuvier nous a proposé que, « selon l'expression de Kant (10) la raison de la manière d'être de chaque partie d'un corps vivant réside dans l'ensemble ». Toutefois, ce terme pourra, je crois, désigner plutôt une attitude du chercheur face à son objet d'étude, attitude qui lui fasse prendre conscience que l'organisme forme un « ensemble, un système et clos » (11), une « personnalité » en quelque sorte au service duquel sont toutes les parties (12).

Sous le double aspect anatomique et fonctionnel, la morphologie est une science d'analyse dissociant les structures, étudiant chaque organe, chaque détail; mais elle est aussi, et surtout, une science de synthèse et comme telle envisage l'organisme comme un tout, y recherche la raison d'être et la signification de chaque élément de structure et des fonctions correspondantes.

REFERENCES

- (1) WEBER, H., 1958. Konstruktionsmorphologie. Zool. Jbr. Physiol. 68. — (2) GOUIN, F., 1959. Ann. Biol. 35. — (3) GOUIN, F., 1959. A propos des apophyses, p. 282 sq. — (4) GOUIN, F., 1955. Mém. Soc. R. ent. Belg. 27, p. 246 sq. — (5) GOUIN, F., 1949. Mém. Mus. Natl. Hist. nat. Paris 28 (4): appareils buccaux des *Diptères: Nématocères, Tabanidae, Syrphidae, Muscidae, Pupipara*. — (6) Hist. Anim. 486 b, 15—20. TRICOT, J., 1957 — ARISTOTE, Histoire des Animaux, nouvelle traduction, Paris (Vrin), pp. 60—61. Homologie des membres antérieurs de Mammifères et des ailes d'Oiseaux, cf. Part. Anim. 693 b; corrélations organiques: Part. Anim. (passim). voir aussi: Le Blond, Aristote, Philosophe de la Vie (Paris 1945), BODENHEIMER, F. S., 1952. Aristote biologiste (Confér. Pal. Découv. D 15 Paris). — (7) STRENGER, A., 1952 (Zool. Jbr. Anat. 72) et 1950 (ibid. 70) et SCHREMMER, 1949, 1950 (Österr. Zool. Zschr.). — (8) GOUIN, F., 1957 (Ann. Soc. entomol. France, 126) et 1959 (Smithson. Miscell. Coll. 137). — (9) CUVIER, G., 1836. Le règne animal, 3^e éd. — (10) Kritik der Urteilskraft, § 65. Critique du Jugement, traduction de GIBELIN, Paris, 1942. — (11) CUVIER, G., 1821, Recherches sur les Ossements fossiles, nouv. éd. — (12) Pour toutes ces questions, je renvoie, entre autres, à l'ouvrage récent d'un biologiste: L. BOUNOURE, Déterminisme et finalité. Paris 1957 — voir aussi FR. GRÉGOIRE — Note sur la Philosophie de l'Organisme, LOUVAIN, 1948; à propos du terme et de la notion de « *Ganzheit* »: cf. H. WEBER, 1958.

DISKUSSION

W. MARINELLI, Wien: Vor allem anderen möchte ich dem Herrn Vortragenden für die sehr interessanten und anregenden Mitteilungen meinen Dank aussprechen.

Zu meiner persönlichen Information möchte ich um die Bekanntgabe der Gründe bitten, welche für die Einschränkung des Begriffes „homolog“ auf die Vergleichung der Teile ganzer Tiere maßgebend waren, während für die Vergleichung der Teile in Segmenten eines Tierkörpers eine andere Bezeichnung Verwendung finden soll.

Wenn wir die Gedankeoperationen bei den beiden Fällen von Vergleichungen analysieren, so erweisen sie sich als völlig identisch. In beiden Fällen können wir uns auf einen gemeinsamen Bauplan der verglichenen Gestalten beziehen, in beiden Fällen stehen uns vergleichend-anatomisch gewonnene Bezeichnungen der Teile zur Verfügung, und deren Anwendbarkeit prüfen wir in gleicher Weise.

Der Bauplan, auf den wir uns beziehen, wird für ein Metamer, eine Gliedmaße usw. in genau der gleichen Weise gewonnen und aufgestellt wie für ein ganzes Tier. Auch ein Metamer oder eine Extremität muß, damit wir sie morphologisch bearbeiten können, eine Ganzheit, wenigstens ein Teilganzes sein. Wir kommen also, von den gleichen Grundlagen ausgehend, nämlich von gemeinsamen Bauplänen, auf dem gleichen Wege, nämlich mittels der morphologischen Vergleichung, zum gleichen Urteil einer morphologischen Identität der Teile. Warum sollen wir dann, um den Inhalt unseres Urteiles auszudrücken, zwei verschiedene Worte wählen?

F. GOUIN: Il est vrai que dans les cas évoqués par M. Marinelli l'opération intellectuelle est identique et met en œuvre le principe d'analogie. Mais les points d'application diffèrent: dans un cas l'on compare des éléments correspondants de plans d'organisation différents envisagés dans leur totalité — dans l'autre, ce sont les métamères d'un seul et même individu qui en sont l'objet. Il me semble donc utile de marquer cette différence par l'emploi de deux termes. Or, comme il ressort des travaux de Geoffroy et d'Owen (rappelés dans mon exposé) la notion (et le terme) d'homologie est un principe d'Anatomie Comparée, il faut donc, dans le second cas, utiliser un autre terme: p. ex. homonomie; les deux principes étant analogiques dérivent de la notion générale d'analogie, dont ils sont en quelque sorte l'application à la morphologie animale. — Mais, chaque métamère d'un même individu comporte les mêmes éléments de structure, disposés dans le même ordre (en principe du moins, cf. Annélides). Ce serait donc d'identité qu'il faudrait parler plutôt que d'analogie, donc la notion analogique d'homologie ne s'appliquerait pas. Sans préjudice d'ailleurs des résultats que met en évidence une étude comparative des organes homonomes de métamères dissemblables.

THE FEEDING HABITS OF ARIXENIA AND HEMIMERUS (Dermaptera)

EDWARD J. POPHAM

Department of Zoology, The University, Manchester, England

Arixenia and *Hemimerus* are representatives of two Dermapteran sub-orders, which feed upon the skin and hair of mammals. *Arixenia* occurs on bats belonging to the genus *Cheiro-meles* and is to be found mainly in the East Indies, whereas *Hemimerus* occur on the African rat *Cricetomys*. A comparative study of the anatomy relating to the feeding habits of these insects would, therefore, be of interest. The arrangement of the muscles of the head and mouth parts of both *Arixenia* and *Hemimerus* closely resembles that of *Forficula auricularia* L. as described by Popham (1959) and of *Periplaneta americana* L. (Popham unpublished). Although the feeding of *Arixenia* and *Hemimerus* has not been directly observed, it is reasonable to assume that the mouth parts of these insects are moved in a similar way to those of *Forficula* and *Periplaneta*. Namely, that the maxillae have a rotatory action in the plane of the head axis and move out of phase with the opening and closure of the mandibles. In addition, while the mandibles close the hypopharynx is raised and the labial paraglossae elevated. The movements of the mandibles are controlled by the mandibular abductor and adductor muscles. These originate on the rear of the head capsule and are inserted, respectively, on the outer

and inner posterior corners of the mandibles. Maxillary, galeal and lacinial abduction, elevation of the hypopharynx, and of the paraglossae are all performed by haemocoelic fluid pressure, there being no muscles to perform these functions.

1. *Arixenia* (Fig. 1)

The heads of *Arixenia esau* Jordan and *A. jacobsoni* Burr are semiprognathous, dorsoventrally flattened and covered with fine hairs. The small eyes are laterally placed and occur immediately behind the large antennal sockets. The frontal sutures arise at mid eye-level and then run transversely across the rear of the head capsule to join the short median epicranial suture. The dorsal arms of the tentorium join the cranial roof just in front of the frontal sutures, some distance mesad to the eyes. The genae are but slightly dilated, the mandibular muscles being less well developed than in other earwigs. The head is joined to the thorax by a blattoid like neck in which the posterior ventral cervical sclerite is enlarged to give cervical support.

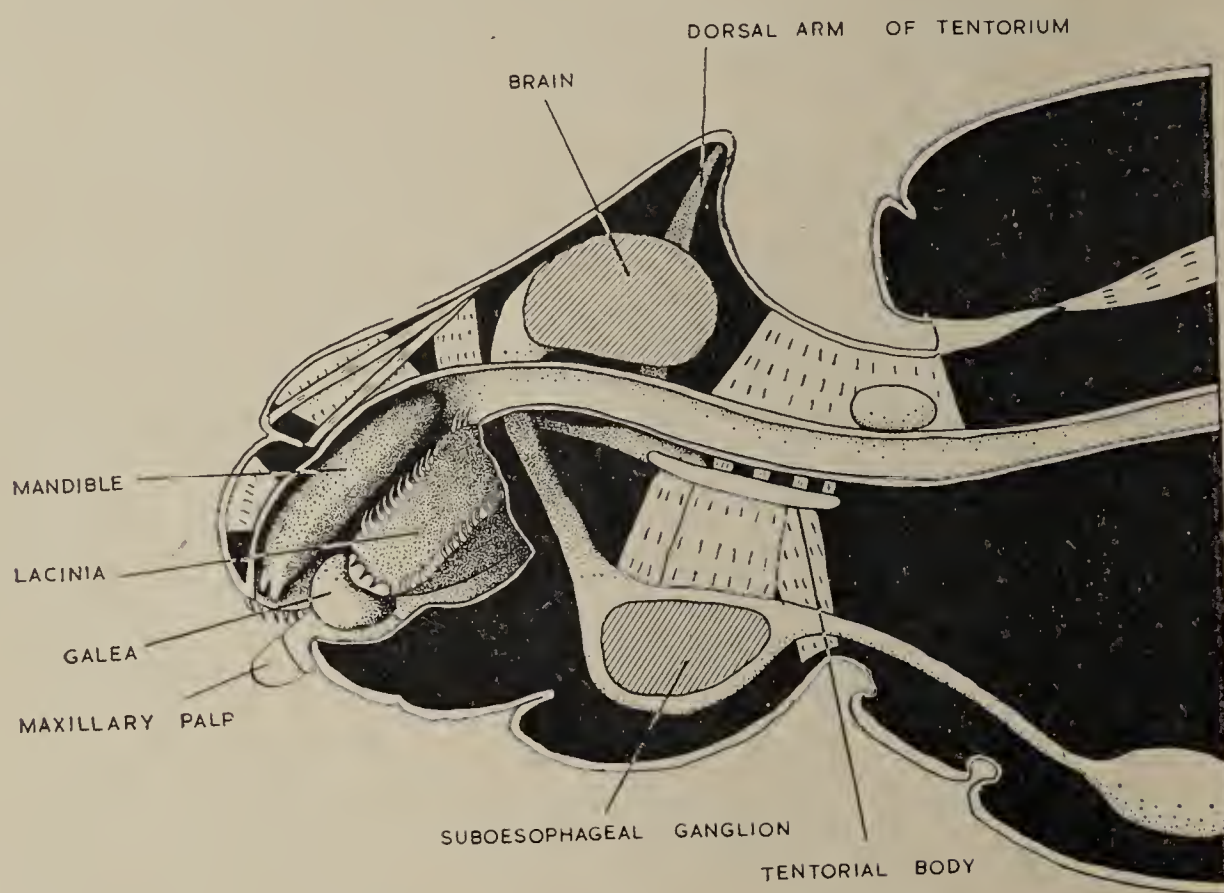


Fig. 1.

In *Arixenia esau* each mandible is flattened in the plane of the head and distally bears a pair of small medially directed teeth. The median surface of the mandible bears stiff setae which are directed backwards towards the oesophageal opening. Each maxilla articulates with the rear of the head capsule and anteriorly bears a lateral five-jointed palp and distally, a specialised lacinia and a curved sausage shaped galea with a row of stiff short medially directed setae along its inner surface. Each lacinia ends in two medially directed teeth, one lying dorsal to the other and laterally bears two longitudinal rows of stiff medially directed setae. These setae are not straight, but curve backwards towards the mouth. The hypopharynx is a small thin tongue-like structure between the maxillae and is covered with numerous small setae pointing towards the mouth. Similar setae also occur on the front of the labrum, the distal ends of the paraglossae and the cibarial roof. The labium has a narrow transverse gular sclerite, a broad submentum and anteriorly bears, on each side, a three jointed palp and distally a pair of cylindrical paraglossae. The mouth parts of *A. jacobsoni* are similar to those of *A. esau* except that the mandibular teeth are appreciably larger and there is a short incisor edge between the teeth and posterior setae (c. f. Cloudsley-Thompson [1957]).

Feeding

The small mandibular teeth are situated immediately above and slightly behind the teeth of the laciniae. It would appear, therefore, that the lacinial teeth are used to nubble pieces of epidermis and hair from the body surface. The mandibular teeth being minute probably play but a minor part in this process.

As the adducted maxillae are retracted by contraction of the cranial flexor muscle (Fig. 1) the adducted laciniae push food particles backwards and upwards on to the upper surface of the hypopharynx—a process which is aided by the recurved lacinial setae. At the same time the hypopharynx and paraglossae are elevated and food particles and then lifted between the closing mandibles. As the maxillae are abducted, the lacinial teeth are freed from food particles by being brushed against the row of stout setae on the inner galeal surfaces. By contraction of the oesophageal and cibarial dilator muscles, food particles are then sucked into the oesophagus as the mandibles re-open. The movement of food into the oesophagus is further assisted by the stout mandibular setae when the mandibles close. This method of feeding is therefore similar to that of many other earwigs.

2. *Hemimerus* (Fig. 2)

Compared with the generalised head, as described by Snodgrass (1935), the ventral region of the labial segment has become transversely enlarged, causing the head to have a triangular shape in dorsal view. This has carried the mouth parts forwards and upwards into a semi-prognathous position. To allow for this change, the dorsal cranial wall has been transversely folded in a dorso-posterior direction at the level of the frontal sutures. (See Fig. 2.) The mandibular condyles are also laterally displaced and the mandibles and maxillae, though slightly directed forwards, lie mainly in a transverse rather than in a longitudinal plane.

The labrum is fringed with a row of long setae. The mandibles are long and appear triangular in dorsal view. Distally each mandible bears a pair of small medially directed teeth. When the mandibles are closed, they lie immediately posterior to the labrum

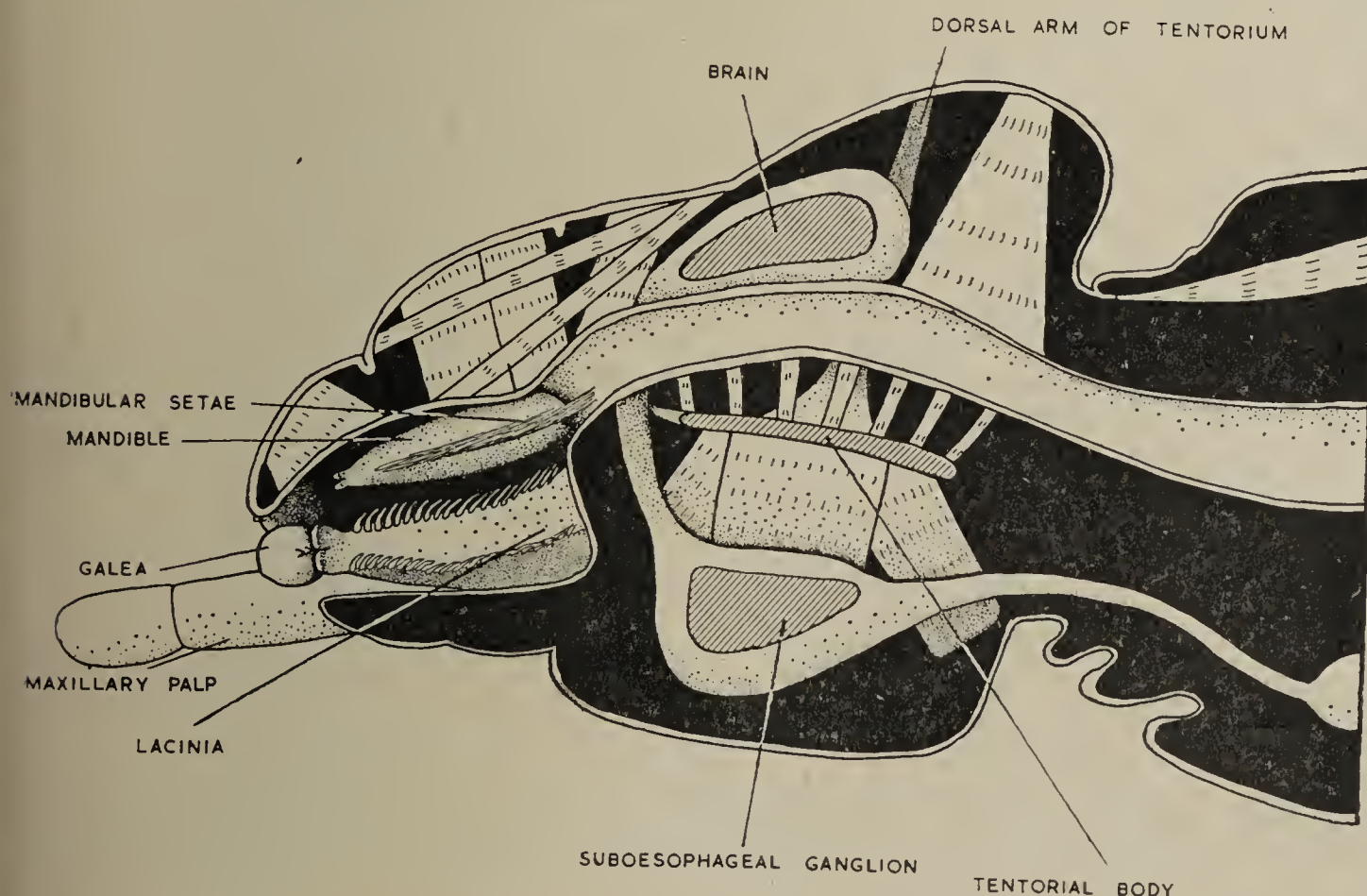


Fig. 2.

with the left mandible anteriorly overlapping the one on the right. Each maxilla is composed of a short cardo and elongated stipes which antero-laterally bears a short five-jointed palp and distally a cylindrical galea and a specialised lacinia. The lacinia is short and rectangular in shape, when seen from the median plane (Fig. 2). The broad distal end of the lacinia bears three short medially directed teeth, while the whole of the inner surface is covered with numerous orally directed setae. The dorsal and ventral edges of the lacinia bear a row of stiff setae curved backwards and upwards towards the mouth. The labium has a large transverse trapezoid shaped submentum, a short narrow transverse mentum and on each side a short three jointed palp, while anteriorly there are two broad paraglossae, which appear wedge shaped in longitudinal section. These support the large wedge-shaped hypopharynx.

The head is supported by a neck, the ventral surface being thickened into a large single ventral cervical sclerite. Cervical arthrodial membrane is folded over the anterior and posterior margins of this sclerite. The form of the neck is, therefore, unlike that of *Dermaptera*.

Feeding

If the mouth parts are moved in a similar way to *Forficula* and *Periplaneta*, it would appear that as the mandibles are closed, small pieces of skin are cut free from the surface of the host and swept inwards over the thin distal ends of the hypopharynx and paraglossae. By a rotatory movement of the maxillae, the laciniae and galeae sweep food particles backwards and upwards over the hypo-pharynx towards the oesophageal opening. Movement of food particles into the mouth is then assisted by contraction of the cibarial and oesophageal dilator muscles, by elevation of the hypopharynx and paraglossae, and by the orally directed setae situated on the median posterior corner of the laciniae (see Fig. 2) during maxillary abduction and retraction.

DISCUSSION

SNODGRASS: (1935) has suggested that the hypognathous type of the Pterygote head may be regarded as primitive in as much as it preserves the ambulatory position of the mouthpart appendages. Compared with the generalised insect head, that of *Arixenia* has the hypostomal region elongated and the mouth parts are raised into a semi-prognathous position. These changes are functionally associated with an elongation of the tentorial body, the stipes and a greater development of the maxillary adductor muscles to allow a greater degree of maxillary movement for food collecting. The form of the head capsule and method of feeding closely resembles that of the Forficulina, in that food collecting is mainly performed by the maxillae: the mouth parts of *Arixenia jacobsoni* being intermediate between *A. esau* and those of other *Dermaptera*.

The form of the head capsule, neck and method of feeding of *Hemimerus* are all quite unlike those of any *Dermaptera*. In this insect prognathism has been acquired by longitudinal elongation of the hypostomal region, but also by an enlargement of the ventral region of the labial segment, accompanied by a transverse fold in the dorsal wall of the cranium. Compared with other *Dermaptera* the roles played by the mandibles and maxillae in feeding are reversed. The form of the head and method of feeding of *Hemimerus* are, therefore, so different from those of the *Dermaptera* and other insects, that the *Hemimerina* are best regarded as a separate order of insects. This conclusion is supported by other morphological considerations. (Popham, in the press.)

Acknowledgements

I wish to thank Professor H. GRAHAM CANNON, F. R. S. in whose department this work was undertaken. I wish to thank Dr. J. L. CLOUDSLEY-THOMPSON for the specimens of *Arixenia* and Dr. W. D. HINCKS who provided me with specimens of *Hemimerus talpoides*.

REFERENCES

- CLOUDSLEY-THOMPSON, J. L. (1957): On the habitat and growth stages of *Arixenia esau* Jordan and *A. jacobsoni* Burr. (*Dermaptera Arixenoidea*), with descriptions of the hitherto unknown adults of the former. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A) 32: 1—12. — POPHAM, E. J. (1959): The Anatomy in relation to feeding habits of *Forficula auricularia* L. and other *Dermaptera*. Proc. Zool. Soc. Lond. 133: 251—300. — POPHAM, E. J. (unpublished): The Anatomy in relation to feeding habits of *Periplaneta americana* L. — POPHAM, E. J. (In the Press): On the Systematic Position of *Hemimerus* Walker. — A case for Ordinal Status. Proc. R. ent. Soc. Lond. (A). — SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of insect morphology. New York.

DISCUSSION

H. TOWNES: Which species of *Arixenia* did you study?

Did you examine the content of the digestive tract to find what the *Arixenia* had been eating.

POPHAM: *Arixenia esau* was found in the pouch of a bat. It was known only from two immature specimen for many years, but more have been rediscovered recently.

Arixenia jacobsoni was found in a bat cave in Java. According to Jacobson these specimens were feeding on other insects.

If one disregards the specialized characters of both *Arixenia* and *Hemimerus*, but emphasizes the more fundamental characters, it seems certain that *Arixenia* belongs to either the Labiidae or the Forficulidae or most likely to the Labiduridae. Though both of these genera have been given rank as suborders, such a classification is not in agreement with their true relationship.

A. NIELSEN: I found it most interesting informations, and I have only one minor objection. I have the suspicion that you have used the term seta in a way which is not quite correct. On the inside of the mandible and on the lacinia there probably are no setae but merely simple cuticular processes.

EVOLUTION OF THE PLEUROSTERNAL REGION OF THE PTEROTHORAX IN INSECTA

R. MATSUDA, Kansas

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

In the primitive pterygote insects the sternum was ventrally exposed. In the pleural region the precoxal suture (pleural costa of Ferris) was complete, extending through the episternum, epimeron and ventrally near the coxal cavity. The pleural wall was thus completely divided into the inner katapleural and outer anapleural rings. In the katapleural region the trochantin was probably a single independent plate. The episternal region of the anapleural area was probably composed of three distinct plates, the ventropleurite (laterosternite), the preepisternum, and the anepisternum. The preepisternum was separated from the anepisternum by the anapleural cleft. In the anepisternal region there was present a nearly vertical membranous cleft below the basalare, which La Greca (1947) called the incisura basalare.

The main evolutionary trend of the pleurosternal region of the pterothorax has evidently been toward increasing sclerotization, resulting in the formation of the sutures, which were originally membranous and eventual loss of the sutures. With acquisition of complete metamorphosis the sternum has become invaginated into the thoracic cavity in Neuropteroid insects. The anapleural cleft is still retained in many insects. The basalare cleft (incisura basalare) is retained in many hemimetabolous insects, and the precoxal suture has been lost in varying degrees in various groups of pterygote insects.

DIE FLÜGELGELENKUNG¹ DER ODONATA, EIN BEISPIEL PHYLOGENETISCHER ENTWICKLUNGSTENDENZEN²

W. TANNERT, Berlin

A. Vergleich Odonata und übrige Pterygota

Flugmuskulatur

Die Flugmuskulatur der *Pterygota* setzt sich einerseits aus den großen Heber- und Senkermuskeln (Levatores und Depressores) und andererseits aus den weitaus schwächeren Steuermuskeln (Gubernatores)³ zusammen (Weber, 1954; Tannert, 1958). Die anatomische Trennung beider Muskelgruppen nach ihrer Größe läßt sich auch funktionell durchführen: Levatores und Depressores sind verantwortlich für die Schlagbewegung des Flügels an sich (Hauptenergieaufwand), die Gubernatores wirken anscheinend unabhängig hiervon für die Feineinstellung (Steuerung) des Flügels (Abb. 4).

Innerhalb der Heber- und Senkerflugmuskulatur lassen sich bei den Pterygota zwei Typen unterscheiden:

a) Der Odonatentyp, gekennzeichnet durch direkte große Senkermuskeln (d. h. punctum mobile direkt am Flügel) und indirekte große Hebermuskeln (d. h. punctum mobile am Tergum, vom Tergum aus Übertragung des Muskelzuges auf den Flügel). Der Odonatentyp ist in bezug auf seine Heber- und Senkerflugmuskulatur ein Mischtyp (Abb. 1).

b) Der Typ aller übrigen *Pterygota* ist durch indirekte Depressores (dlm, Nomenklatur v. Kéler, 1955, auf Snodgrass, Voss u. Weber u. a. fußend) und indirekte Levatores (dvm bzw. dlm 2) gekennzeichnet. Levatores und Depressores wirken in diesem Fall beide über die Terga auf die Alae, es liegt also ein rein indirekter Typ der Heber- und Senkermuskeln vor (Abb. 2).

Eine noch nicht näher untersuchte Zwischenstellung scheinen die *Orthopteroidea* und *Blattoidea* einzunehmen (Berlese, 1925), bei denen ein überwiegend indirekter Flugmuskeltyp vorliegt. Die relativ schwache Ausbildung der dlm als indirekte Depressores gegenüber den viel stärkeren dvm als indirekte Levatores verlangt anscheinend eine gewisse Unterstützung der dlm-Senker durch direkt am Flügel ansetzende Pleuralmuskeln (Plm) (Abb. 3).

Sklerotisierung

Entsprechend der Flugmuskulatur läßt auch die Sklerotisierung mit den verbindenden Gelenkhäuten der Flügelgelenkung zwei verschiedene Pterygotentypen bei den rezenten Formen erkennen:

a) Der Basalplattentyp der *Odonata*, der außer dem immer vorhandenen Tergalgelenkstück (Pterale 1 = Pt 1) keine typischen Flügelgelenkstücke (Pteralia oder Axillaria) ausgebildet hat. Die Flügelbasis endet vielmehr in stark sklerotisierten Basalplatten, die mit dem Flügel fest verwachsen sind. Eine nur scheinbare Ausnahme machen die Basisplatten an der Costa (Costalplatten), doch handelt es sich hierbei keinesfalls um typische Flügelgelenkstücke (Abb. 5). Die Flügeladern gehen unmittelbar in diese Basalplatten über.

¹ Flügelgelenkung: Teile des Pterothorax und der Flügelbasis, die mechanisch für die Flügelbewegung verantwortlich sind (Muskulatur, Sklerotisierungen).

² Aus Gründen der Raumbeschränkung ist in vorliegender Veröffentlichung eine umfassendere Darstellung von Einzelbefunden nicht möglich. Die Ergebnisse sollen auch noch nicht im Hinblick auf eine zusammenfassende Insektenphylogenie (z. B. System von Hennig, 1953) diskutiert werden.

³ Oft als „accessories“ oder „additionelles“ bezeichnet.

b) Der Pteralia- oder Axillaria-Typ (Flügelgelenkstücktyp) der übrigen Pterygota. Sie sind durch typische Pteralia gekennzeichnet, die in wenigen Fällen allerdings sekundär zur Verwachsung gelangt, z. B. einige *Hymenoptera* (v. Kéler, 1955) oder mitunter weniger deutlich ausgebildet sein können, z. B. *Ephemeroptera*⁴. Funktion und Lage der typischen Pteralia folgen recht gut dem allgemeinen Schema (Weber, 1954 u. a.) (Abb. 6).

An den voll ausgebildeten Axillaria-Typ scheint die Fähigkeit gekoppelt zu sein, die Flügel in Ruhestellung horizontal nach hinten drehen zu können (Funktion Axillare 3!). Bei einigen *Lepidoptera* (*Nymphalidae* z. B.), wo die Flügel nach oben zusammengeklappt werden, handelt es sich mit großer Wahrscheinlichkeit um eine sekundäre Erwerbung, drehen doch viele *Lepidoptera* ihre Flügel horizontal zurück. Der Grundaufbau der Flügelbasis entspricht dem Axillaria-Typ und damit also dem rein indirekten Heber-Senker-Typ.

Die *Ephemeroptera* bilden allerdings eine Ausnahme, sie können bekanntlich die Flügel nicht nach hinten wegdrehen, ihnen fehlt aber auch das Axillare 3 (primitiv oder Sekundärerwerbung?).

D i s k u s s i o n

Wir glauben innerhalb der *Pterygota* zwei Hauptentwicklungstendenzen des Flügelgelenktypes zu erkennen:

a) Den Typ der halb direkten und halb indirekten Heber-Senker-Flugmuskulatur (Mischtyp), verbunden mit der Tendenz, nur ein typisches Pterale auszubilden (wobei es bei den Alae 2 oft sehr stark mit dem Scutum verwachsen ist). Mechanisch ermöglicht wird dies durch eine tiefe basale Längsspaltung des Flügels in ein Costalfeld und ein Radius-Analysis-Feld (dadurch Verwindungsmöglichkeit gegeben), wobei durch fest verwachsene Basalplatten die beiden Flügelfelder eines Flügels jeweils unabhängig unmittelbar am Thorax artikulieren (Tannert, 1958) (Abb. 5). Ein Rückdrehen der Flügel in Ruhestellung ist nicht möglich, sie bleiben horizontal ausgebreitet oder werden nach oben zusammengeklappt (*Zygoptera*) und niemals gefaltet. Dies entspricht dem Odonatentyp. Wir schlagen den Terminus „Basalplattentyp des Flügels“ vor.

b) Zum anderen gibt es den Typ der rein indirekten Heber-Senker-Flugmuskulatur, verbunden mit der Ausbildung mehrerer, typischer Pteralia (meistens Pt 1—3), die normalerweise das horizontale Rückdrehen der Flügel in Ruhe, oft mit ihrer Faltfähigkeit, ermöglichen. Hierzu müssen alle übrigen rezenten *Pterygota* gerechnet werden. Wir schlagen hierfür den Terminus „Pteralia-Typ“ oder „Axillaria-Typ des Flügels“ vor.

Die Frage des Ursprungs beider Typen taucht hierbei auf. Nach unserer Ansicht müssen wir die Möglichkeit sowohl eines gemeinsamen Stammes, als auch die Möglichkeit zweier, unabhängiger Stämme der *Pterygota* zunächst offen lassen. Auch die teilweise vielleicht mögliche Homologisierbarkeit beider Typen (z. B. der Muskulatur nach Clark, 1940) schliesse die zweite Möglichkeit nicht von vornherein aus. Es gingen ja in beiden Fällen die Flugmuskeln auf die gemeinsamen Thoraxmuskeln des Apterygoten-Segmentes zurück.

B. Vergleich innerhalb der Odonata (Anisoptera, Zygoptera, Anisozygoptera)

Innerhalb der rezenten *Odonata* finden wir drei Entwicklungsrichtungen. Diese drei Richtungen sind auch in der Struktur der Flügelgelenkung sehr gut erkennbar. Zwei

⁴ Die bei den *Ephemeroptera* artmäßig mannigfaltige, für Pterygota sonst ungewohnte, sich stark aufsplitternde Ausbildung der Pteralia („Pseudopteralia“, M. Grandi, 1947) scheint nichts an der Tatsache zu ändern, daß es sich bei den *Ephemeroptera* um einen (primitiven?) Pteralia-Typ handelt. Die Annahme, daß die *Ephemeroptera* homolog zu den *Odonata* eine Radius-Analysis-Platte („axillary-plate“) besitzen (Snodgrass, 1935; Tannert, 1958), kann nach unseren neuerlichen Untersuchungen der Pteralia nicht mehr aufrecht erhalten werden.

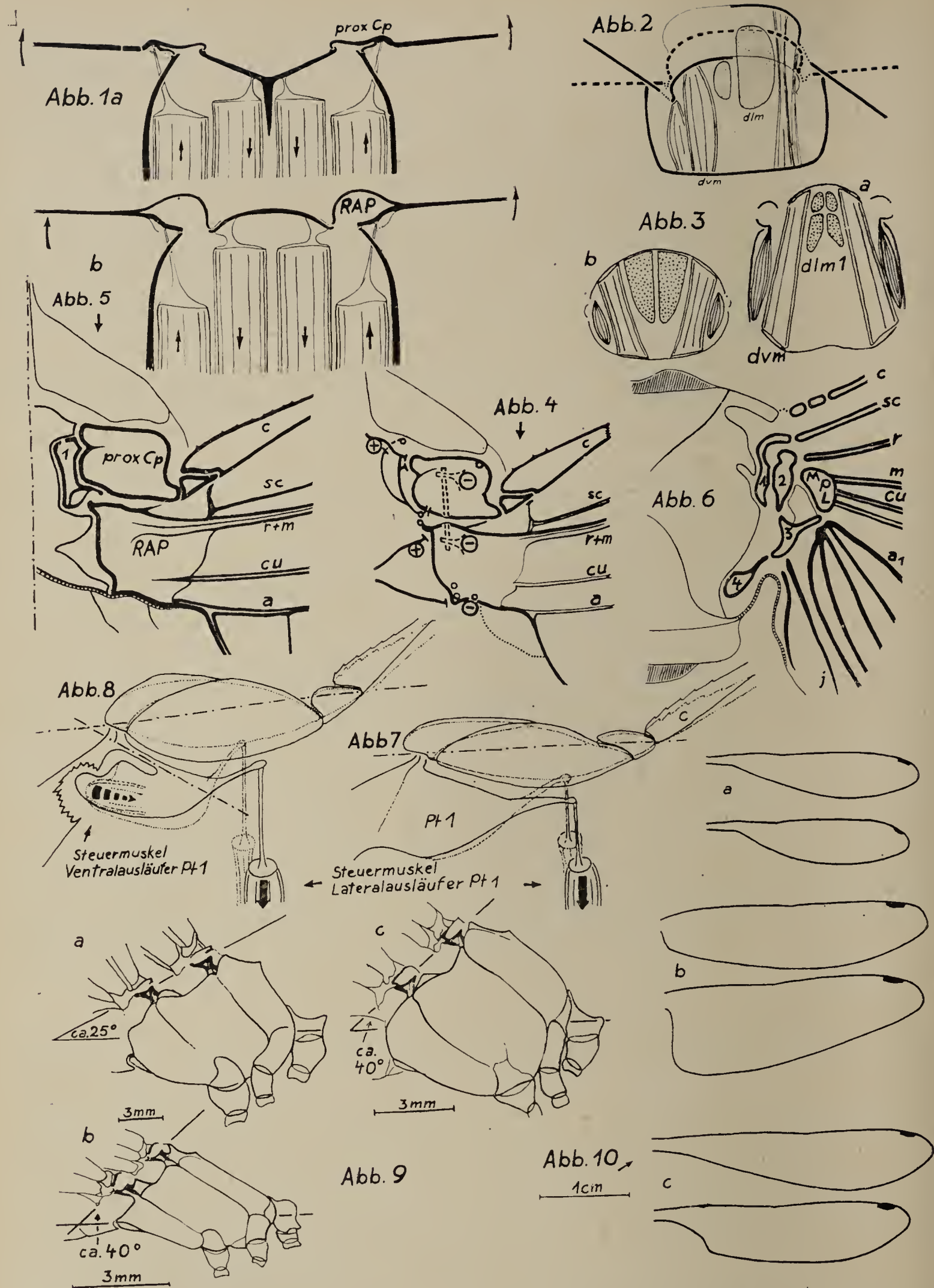


Abb. 1. Indirekte Heber-, direkte Senkerflugmuskulatur des Odonata-Mischtyps; a) Region vorderer Pleuralkopf (vPlk); b) Region hinterer Pleuralkopf (hPlk). Abb. 2. (Abgeändert nach Berlese, 1925) rein indirekte Heber- und Senkerflugmuskulatur aller übrigen *Pterygota*. Abb. 3. (Berlese, 1925); a) schwacher dlm 1 gegenüber starkem dvm (*Saltatoria*), relativ starke Plm; b) annähernd gleiche Stärke von dlm 1 und dlm 2 (funktionell wie dvm). Plm relativ schwach (Dipt.-Muscid.); Abb. 4. Flügelgelenkung Ala 1 *Anisoptera* (Dorsalblick); ⊕ = großer Hebermuskel, ⊖ = großer Senkermuskel, o = Steuermuskel, vPlk und hPlk (darüber die Flügelbasis liegend!) als unterbrochene Linie, Gelenke Tergum-Ala (u. a.), gekennzeichnet durch t-förmiges Ende einer der beiden Ge-

von ihnen haben im Laufe ihrer phylogenetischen Entwicklung bis heute große Bedeutung erlangt. Sie wurden zunächst untersucht (Tannert, 1958):

a) der Zygopterentyp (langsamer Flugtyp, alternierender Schlag von Ala 1 und 2, u. a. auch Magnan, 1934);

b) der Anisopterentyp (schneller, wandlungsfähiger Flugtyp, Ala 1 und 2 zeitweise alternierend, zeitweise synchron schlagend, u. a. auch Hankin, 1921, und Magnan, 1934).

Es seien zur Trennung nur zwei wichtige Merkmale der Flügelgelenkregion herausgestellt:

Das Tergalgelenkstück (Pt 1) der Ala 1 zeigt bei den *Zygoptera* einen viel einfacheren Bau als bei den *Anisoptera* (Muskelantagonismus!) (Abb. 5, 7, 8). Nach unseren früheren funktionsanatomischen Untersuchungen (Tannert, 1958) läßt das Pt 1-Ala 1 der *Zygoptera* keine so wirksame und schnelle Verwindung des Costalfeldes zu, wie es beim entsprechenden Stück der *Anisoptera* der Fall ist.

Die Anwinkelung der beiden Terga des Pterothorax zur Längsachse (Horizontalen) des Tieres (= Tergumwinkel) (Abb. 9) ist ein weiteres typisches Merkmal, das beide Entwicklungsrichtungen trennt. Dem Tergumwinkel entspricht die Anwinkelung der Flügel in Ausgangsstellung zur Längsachse (Needham, Antony, 1903; Tannert, 1958). Der Winkel ist bei den *Anisoptera* immer viel flacher (etwa 24° , Schnellflugtyp!) als bei den *Zygoptera* (etwa 40° , Langsamflugtyp!).

c) Die dritte Entwicklungsrichtung in Gestalt der Anisozygoptera, rezent nur noch in Japan durch eine Art vertreten (*Epiophlebia superstes* Selys. = E. s.) gilt als Bindeglied von *Anisoptera* und *Zygoptera*. E. s. weist das Pt 1 in typischer aber deutlich einfacherer Ausführung der *Anisoptera* auf. Der Tergumwinkel des Pterothorax stimmt aber genau mit dem der *Zygoptera* (etwa 40°) überein (Abb. 9). Die Ausbildung des Analfeldes der Hinterflügel (um nur noch eins der zahlreichen Vergleichsmerkmale anzuführen), nimmt deutlich eine Mittelstellung ein (Abb. 10). Flugtypmäßig soll E. s. (Asahina, 1954) dem Anisopterentyp nahekommen. Die Flügel werden in Ruhe manchmal halbhoch, oft aber auch voll nach oben zusammengeklappt, wie dies auch bei den *Zygoptera* der Fall ist.

Diskussion

Die Flügelgelenkung der *Anisozygoptera* zeigt die Kombination von dem einen Merkmal des Anisopterentyps (kompliziertes Pt 1) mit dem anderen Merkmal des Zygopterentyps (steiler Tergumwinkel). Diese uns vom Funktionellen her absurd scheinende Merkmalskombination (theoretisch wäre noch ein Typ mit einfachem Pt 1 und flachem Tergumwinkel denkbar, er wäre aber funktionell noch weniger verständlich) ist wohl gerade in ihrer phylogenetischen Entwicklung im Begriff auszusterben, waren doch die *Anisozygoptera* im Mesozoikum recht zahlreich vertreten (Handlirsch, 1926 bis 1930).

Es drängt sich der Gedanke auf, daß für das Aussterben der *Anisozygoptera* ein Selektionsprozeß verantwortlich ist.

lenkteile. Abb. 5. Flügelbasis des Basalplatten-Typen (*Odonata*). Abb. 6. Flügelbasis des Axillaria-Typen (abgeändert nach Weber, 1954). Abb. 7. Verwindungsschema Pt 1, Ala 1 und Ala 2 der *Zygoptera*, bzw. Ala 2 *Anisoptera*; Auswirkung auf die Senkung der Costa. Abb. 8. d+o., aber Pt 1, Ala 1 *Anisozygoptera* und *Anisoptera*. Abb. 9. Tergumwinkel; a) *Anisoptera* (*Anaciaeschna isosceles* Müll.), b) *Zygoptera* (*Agrion puella* L.), c) *Anisozygoptera* (*Epiophlebia superstes* Selys.). Abb. 10. Typische Ala 1 und Ala 2; a) *Zygoptera* (*Lestes sponsa* H.), b) *Anisoptera* (*Sympetrum sanguineum* Müll.), c) *Anisozygoptera* (♂ *Epiophlebia superstes* Selys.).

Weiterhin ist denkbar, daß die als archaisch anzusprechende, wenig unseren modernen Formen entsprechende Merkmalsausbildung von E. s. (z. B. Pt 1) ihre Ursache in der im Laufe der Phylogenie aufgetretenen (durch Selektion wohl wesentlich geförderten) Formenarmut der Anisozygoptera und damit geringeren Möglichkeit der Verbesserung und Modernisierung des Gesamttyps zu suchen sein dürfte.

L I T E R A T U R

- ASAHINA, S. (1954): A morphological study of a relic dragonfly *Epiophlebia superstes*. — The Japan Society for the Promotion of Science, Tokyo, 153 pp. — BERLESE, A. (1925): Gli Insetti, Volume Primo; Volume Secondo, Cap. VI, Volo pp. 632—669, Milano. — BROHMER, P. (1928?): Die Tierwelt Mitteleuropas. — IV. Bd., Insekten (1. Teil), pp. 1—66, Verl. v. Quelle u. Meyer, Leipzig. — CHOPARD, L. (1949): Traité Zoologique, Les Insectes, Tome IX; Herausgeber: Grassé, Paris. — CLARK, H. W. (1940): The adult musculature of the *Anisopterons dragonfly thorax*. — Journ. Morph., 67, pp. 523—565, (Original nicht eingesehen). — EIDMANN, H. (1941): Lehrbuch der Entomologie. — Verl. Paul Parey, Berlin, 500 pp. — GRANDI, M. (1947): Contributi allo studio degli «Efemeroidei» italiani. VIII Gli Scleriti Ascellari (Pseudopteralia) Degli Efemeroidei, Loro Morfologia E. Miologia Comparate. — Boll. Inst. Entomol. Univers. Bologna, Vol. XVI, pp. 85—114. — GRANDI, M. (1948/49): Contributi allo studio dei Plecotteri. I. Reperti Di Morfologia E Di Miologia Toracica Di Perla Marginata Panz. — Boll. Inst. Entomol. Univers. Bologna, Vol. XVII, pp. 130—157. — GRANDI, M. (1950/51): Contributi allo studio dei Plecotteri. II. Morfologia Comparata Del Torace Di Alcune Specie Di Plecotteri. — Boll. Inst. Entomol. Univers. Bologna, Vol. XVIII, pp. 30—57. — HANDLIRSCH, A. (1926—1930): Zweite Überordnung der *Pterygogenia: Libelloidea* Handlirsch (1903) — im Handbuch der Zoologie, Berlin u. Leipzig, pp. 637—668. — HANKIN, E. H. (1921): The soaring flight of dragonflies. — Proc. Cambridge Philosophic. Soc., 20 pp. — HENNIG, W. (1953): Kritische Bemerkungen zum phylogenetischen System der Insekten. — Beiträge z. Entomolog., 3. Bd., Sonderheft, 1953. — KÉLER, St. von (1955): Entomologisches Wörterbuch. — Akademie-Verlag, Berlin, 679 pp. — MAGNAN, A. (1934): Le Vol des Insectes. — Paris, 168 pp. — NEEDHAM, J. G. and ANTHONY, M. H. (1903): The Skewness of the Thorax in the Odonata. — Jour. N. Y. Ent. Soc., 11, pp. 117—125. — SNODGRASS, R. E. (1909): The thorax of insects and the articulation of the wings. — Proc. U. S. Nat. Mus., 36, pp. 511—595. — SNODGRASS, R. E. (1935): Principles of insect morphology. — N. Y. and London. — SNODGRASS, R. E. (1958): Evolution of Arthropod Mechanisms. — Smithsonian Miscellaneous Collect., Vol. 138, No. 2, pp. 1—77. — TANNERT, W. (1958): Die Flügelgelenkung bei Odonaten. — Deutsch. Entomol. Zeitschr., Bd. 5, V, Akademie-Verlag, Berlin, pp. 394—455. — TILLYARD, R. J. (1917): Biology of dragonflies (*Odonata* or *Paraneuroptera*). — Cambridge. — WEBER, H. (1933): Lehrbuch der Entomologie. — Fischer-Verlag Jena, 726 pp. — WEBER, H. (1954): Grundriß der Insktenkunde. — Fischer-Verlag Stuttgart, 428 pp.

D I S K U S S I O N

ANKER NIELSON: I have studied myself the wing-articulation and the wing-musculature of Calopteryx (but so far not published anything about it) I found that in principle there are no differences at all between the wing mechanism of the Odonata and that of other Pterygota. As to the musculature there are exactly the same muscles including an indirect wing depressor in the Odonata as in other Pterygota. The difference is that in the other Pterygota their muscle is much stronger than the direct wing-muscles, whereas in the Odonata the direct wing-muscle are much the stronger. In the Odonata the pteralia, except pterale 2, have been depressed. In return the humeral plate is enormously developed. I do not think that the Odonata represent a line of evolution of their own. I think they as far as the wing-mechanism is concerned represent a highly specialized type of Pterygota. This specialization is connected with the fact that the Odonata catch their prey during flight, which has caused a rebuilding of the pterothorax.

It is probably true that the direct wing muscles are homologous with apterygotan leg musculature. Still it is a very high specialization of their musculature and it is unlikely that such a specialization should have taken place in the same way two times independent of each other.

W. TANNERT: Es wird nicht behauptet, daß der Pterothorax der Odonata eine völlig unabhängige Entwicklung von den übrigen Pterygota vom Apterygoten-Thorax durchlaufen hat. Es bleibt aber diese Möglichkeit auf Grund der vorliegenden Untersuchungen offen, wenn auch keine direkten oder indirekten Beweise dafür vorliegen.

THE DEVELOPMENT OF THE OVARY IN THE FEMALE OF *DROSICHA* (*MONOPHLEBUS*) *QUADRICAUDATUS* (GREEN) (Homoptera-Coccidae)

(Tables VII—X)

A. B. MISRA and SUSARLA RAMMOHAN RAO

Shinji (11) writes "that in all insects studied the oocytes and the nurse cells, when present, are all derived from the primordial germ-cells. As yet no case has been found in which the primordial germ-cells entirely degenerate and the secondary or functional germ-cells are formed *de novo* at a much later period of development". Much attention has been devoted to the elucidation of the origin of the various elements in the insect ovary, but the results obtained so far are scarcely concordant.

Some of the earliest workers on this problem were Emeis (3), Pierantoni (10) and Shinji (11). Their observations are in full agreement in so far as the origin of the oocytes and of the nurse cells was ascribed to the oogonia which result from the active multiplication of the primary germ-cells, during the first, second, and the third larval stages. In the adult stage, after the final oogonial division, four oocytes, in the case of *Pseudococcus* and five oocytes in the case of *Icerya*, become differentiated according to Shinji (11). All oocytes are alike in the adult stage, but those lying at the distal end of the ovariole become transformed into the nurse cells—"secretory oocytes", while one of them that lies proximally becomes the true oocyte. Shinji does not say anything about the origin of the follicular cells. The differentiation of the various cellular elements was studied in details in aphids, both parthenogenetic as well as amphigonous, by a number of workers among whom Lubbock (7), Claus (2), Will (18, 19), Tannreuther (15) and Stevens (14) deserve mention. An exhaustive account of these structures has been furnished to us by Uichanco (16).

A perusal of the above mentioned literature discloses the existence of two schools of thought. First, that the cellular elements of the germarium represent only true oocytes; nurse cells being absent in parthenogenetic aphids. This view is supported by Stevens (14). Secondly, that the cellular elements are divisible in to two kinds of cells: the nurse-cells and the true oocytes. Will (18, 19) advocates this view and is supported by Tannreuther (15) and De Baehr (1).

Lastly, Uichanco (16) and other modern workers opine that the oogonia do not arise from the follicular epithelium but from the primitive germ-cells, and that the follicular epithelium arises from the mass of cells situated at the proximal end of the germarium.

Hogben (6) found that the oocytes, follicular cells and the nurse cells in the ovary of parthenogenetic Hymenoptera originate from the primitive germ-cells. Paulcke (9), believes that the oocyte and the nurse cells, which at first are alike, result from the divisions of a single primary oogonium which gives rise to four cells, one of them becoming the oocyte and the other three, by further divisions, producing forty-eight nurse cells. Gunthert (4) observed elimination of chromatin from the nuclei of the cells that went to form the nurse cells, while the one that received this chromatin turned into the oocyte. Hegner (5) demonstrated, for the first time, that the oocytes alone arise from the primordial germ-cells, while the follicular and the nurse cells are derived directly from the somatic cells. Uichanco (16), however, holds that the "nurse cells are actually differentiated, as such, since the early stages of definitive egg formation", and that "these nurse cells arise from the primitive germ-cells, in common with the eggs".

Shinji (11), however, remarks that "in all insects the oocytes and the nurse cells, when present, are all derived from the primordial germ-cells". This is contrary to what Hegner (5) says on this theme.

The reproductive system of the female of *Drosicha* (*Monophlebus*) *quadricaudatus*

The reproductive system of the adult female of *Drosicha* (*Monophlebus*) *quadricaudatus* consists of numerous acrotrophic ovarioles, a loop-like ovary, oviduct, a median uterus, vagina, spermatheca and accessory glands situated around the vagina.

The lateral oviducts combine to form a median uterus which opens into the distal end of the vagina. The vagina (Pl. 5, fig. 2) is composed of (a) an external layer of

glandular cells, (b) circular and longitudinal muscle layers resting on a basement membrane, and (c) a thick hypodermal layer composed of large columnar cells in the form of folded epithelium. Besides these, an internal lining of intima, continuous with the cuticle of the body wall, is also present. In the region of the external genital opening, or the vulva, muscles are very well developed.

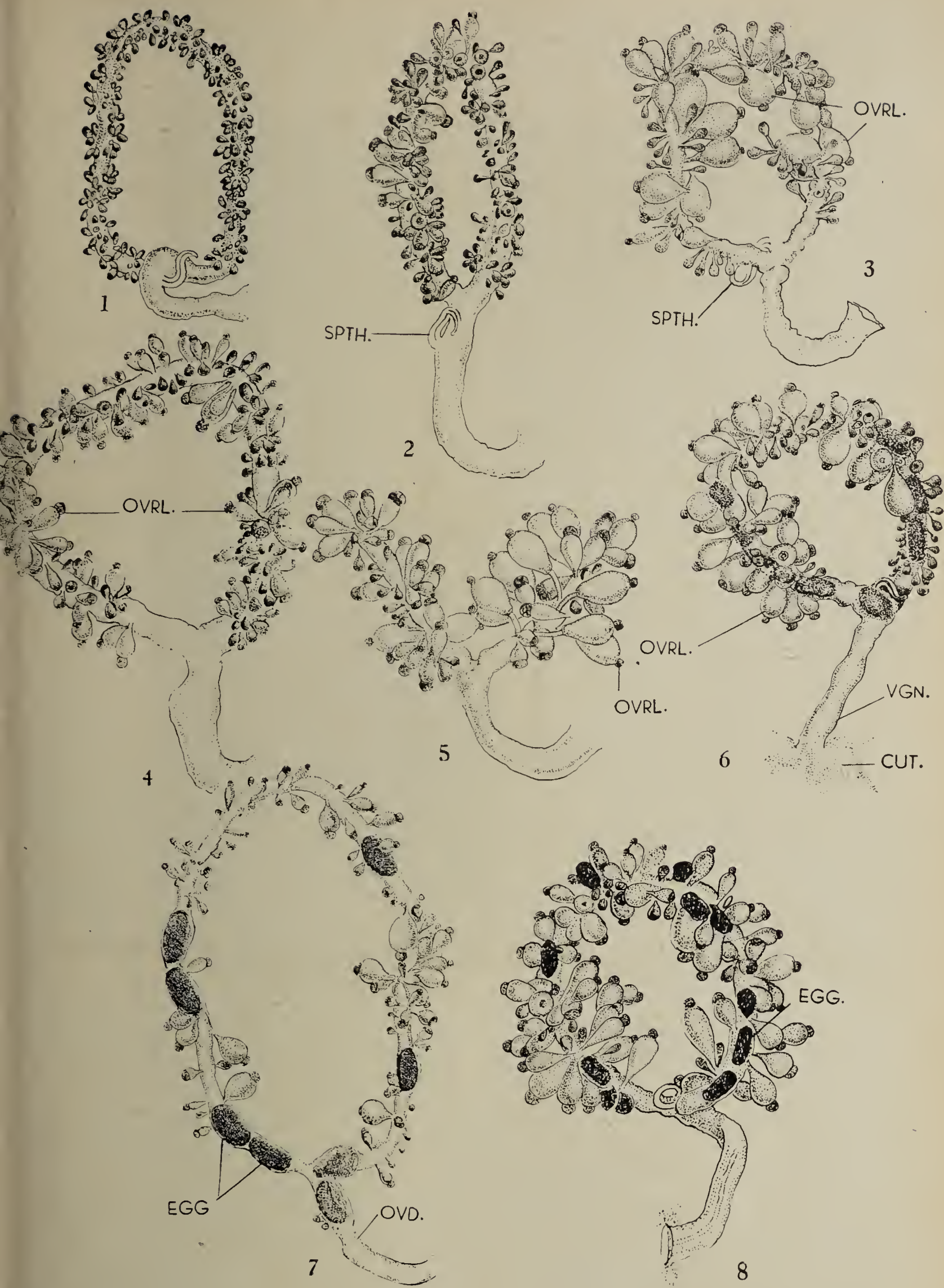
The spermatheca opens into the vagina (Pl. X, figs. 1 & 2) with which it is continuous. Its lumen is bounded by a thick chitinous layer, next to which is an epithelial layer of columnar cells which abut upon a basement membrane beyond which a poorly developed muscular layer exists (Pl. X, fig. 7).

Drosicha (Monophlebus) quadricaudatus is exceptional in regard to the development of its female reproductive organs. Full differentiation of the ovaries is belated even up to the fourth larval stage (adult stage), whereas the common oviduct, vagina and the spermatheca are recognisable early. Two solid chords of cells representing the ovary become identifiable in the late first stage larva. These two tubes appear joined anteriorly in the third stage female in the form of a loop, while posteriorly they open into the common oviduct. The loop-like disposition of the gonad is known in the Arachnida. Muscles are undifferentiated in the walls of these tubes even in the third larval stage (Pl. X, fig. 6) but, after insemination, the ovaries show notable outgrowths on their wall and on the oviducts (Pl. VII, figs. 4 and 5) and their histology is better defined. Transverse sections of the oviduct, at this stage, show (Pl. VIII, fig. 1) that its walls are made up of an internal layer of columnar epithelium external to which are the muscles and the peritoneal sheath. Knob-like swellings appear on the surface of the whole length of the ovary and the oviduct (Pl. VII, fig. 5), and sections show that active multiplication of cells in the wall of the ovary and the oviduct produce swellings upon its surface. It seems that germinal cells of the ovarian wall and those harboured in the epithelium of the oviducal wall multiply and form the swellings on the surface. All the cells belonging to each swelling are equal in size and represent the oogonia (Pl. VIII, fig. 1). Further enlargement of the swellings (henceforth to be called ovarioles) takes place and thus the form represented in Pl. VII, fig. 8 is attained. Sections of this stage show that some of the cells of the bulgings increase in size and come to lie at the apex of the ovariole. Figure 4 on Plate VIII shows that the spatial differentiation of the constituent cells has occurred in such a way that some of them come to lie at the apex of the outgrowth, others go to form the follicular wall and the remaining ones lie at the peduncle of the ovariole. Next, the oocyte differentiates from among the apical cells by growing in size and acquiring a central place (Pl. VIII, fig. 8) in the ovariole. The oocyte retains this central position till the appearance of the nourishing strands (from the nurse cells), when it moves closer to the nurse cells (Pl. VIII, fig. 6), and can then be identified as the prospective ovum.

In the beginning, the number of cells constituting the follicular wall is few (Pl. VIII, fig. 4), but they multiply quickly to provide the requisite number of cells to form the entire covering (Pl. VIII, fig. 2). Each ovariole is covered externally by a tunica propria (Pl. VIII, fig. 7).

Our observations on the differentiation of the various ovarian elements in *Drosicha (Monophlebus) quadricaudatus* differ from those of others in the following respects:

1. That the long tubular ovary, oviduct and the ovarioles are of mesodermal origin.
2. The gonadal ridge is recognisable in the female larva of the late first stage or in the early second stage one. The gonadal ridge is, at first, solid cord-like in appearance.
3. That the oocyte, nurse cells and follicle cells, which subsequently differentiate, owe themselves to the regenerative activity of the germinal cells of the wall of the ovary and to the germinal cells that stray on the surface of the oviduct in development.



Figs. 1 to 5. Various stages in the development of the ovary of *M. quadricaudatus* sketched from whole mounts, $\times 50$. Figs. 6 to 8. The ovary in a very advanced stage of development containing eggs on their way out of the oviduct, $\times 50$.

4. The looped appearance of the ovary is remarkable in so far as no similar case has been recorded in insects. This is yet more striking on account of the fact that ovarioles develop on the surface of the ovary and the ripe gonad resembles a bunch of grapes in external appearance.

As a result of the proliferative activity on the part of the cells of the wall of the ovary and the oviduct, buds appear upon its surface (Pl. VII, figs. 6 to 11) which gradually increase in number. These buds grow in size and form the ovarioles. Cellular elements of each bud subsequently arrange themselves in an orderly manner leading to the differentiation of the oocyte, nurse cells, and the follicle cells (Pl. VIII, figs. 5 to 8). Later, each ovariole becomes marked off into two chambers (Pl. VIII, fig. 8), an apical one containing the nurse cells and the basal one (bounded by the follicular wall) containing the ovum. The apical chamber is separated from the basal chamber merely by a constriction which deepens as the egg chamber becomes, more and more, distended with reserve material (Pl. IX, fig. 2), but internally the two are in communication by means of the protoplasmic strands. Each ovariole is connected with the oviduct by means of a stalk or peduncle. The lumen of the peduncle is lined by epithelial cells which are continuous with those of the oviduct. Gradually the ovarioles multiply in number as shown in figure 13 on Plate VII.

Nutrition of the oocyte

A connection between the nurse chamber and the egg chamber in *Drosicha (M. quadricaudatus)* obtains by means of slender protoplasmic (Pl. VIII, fig. 6) strands which extend between the two chambers and reach the oocyte also. The wall of the apical chamber is made up of flattened cells and is thin in contrast to the follicular wall which

Explanation of the Tables VII and VIII:

Table VII: Fig. 1. Low power photograph of the ovary of the adult female immediately after copulation showing its rudimentary nature. The ovarioles have not yet commenced developing. Magnification. $\times 270$. Fig. 2. Ovary of the post-gestational female, after it had retired underground, showing the position of the swellings on the length of the oviduct. $\times 450$. Fig. 3. A later stage of the ovary showing the ovarioles in an incipient stage of development. $\times 300$. Fig. 4. A high power photograph of the wall of the ovary showing the swellings and the proliferations of the ovarial germinal epithelium from which the ovarioles are ultimately derived. $\times 750$. Fig. 5. A high power photograph of the same when the swellings are more pronounced. $\times 750$. Fig. 6. Wall of the ovary with groups of developing ovarioles scattered over its surface. $\times 300$. Fig. 7. A fairly advanced stage of the same showing the aggregation of the ovarioles at certain points on the length of the ovary. $\times 450$. Fig. 8. A single ovariole, highly magnified, showing its form. Nurse cells lie apically while the follicular cells line the wall of the outgrowths. $\times 750$. Figs. 9 and 10. Low power photographs of the ovary showing two stages in the development of the ovarioles. $\times 750$ and 450 . Fig. 11. A photograph of the whole mount of the ovary showing the loop and the disposition of the ovarioles on the loop. The proximal end of the vagina is also partly seen. $\times 300$. Figs. 12 and 13. Portions of the ovary represented in Fig. 11 photographed under low power and high power to show ovarioles that have become differentiated into the apical and the basal chambers. $\times 450$ and 750 . Fig. 14. An ovariole in which the apical nurse chamber, the basal chamber, and the pedicel are well defined. $\times 750$. Fig. 15. Egg in the uterus before being laid. A narrow canal above it shows the lumen through which it has passed during its descent. $\times 300$.

Table VIII: Fig. 1. Transverse section of the oviduct showing the groups of the cells that will form the ovarioles. $\times 450$. Fig. 2. A fully grown ovariole showing the continuity of the follicular epithelium with the epithelium of the oviduct. $\times 450$. Fig. 3. Transverse section of the oviduct showing the development of the ovarioles. $\times 450$. Fig. 4. T. S. of the oviduct bearing a few young ovarioles. In the ovariole marked $\times$ several categories of cells are distinguishable. $\times 450$. Fig. 5. A fairly advanced ovariole showing the nurse cells a young oocyte and the pedicel. $\times 450$. Fig. 6. Ovariole showing the nutritive cords running between the nurse cells and the oocyte. $\times 450$. Fig. 7. An ovariole before the definition of the apical chamber from the egg chamber. $\times 450$. Fig. 8. Advanced ovariole showing the construction of the apical chamber from the basal chamber. $\times 450$. Fig. 9. T.S. of the ovary showing ovarioles in various stages of development. $\times 450$.

A. B. MISRA and SUSARLA RAMMOHAN RAO:

The development of the ovary in the Female of *Drosicha (Monophlebus) quadricaudatus* Green

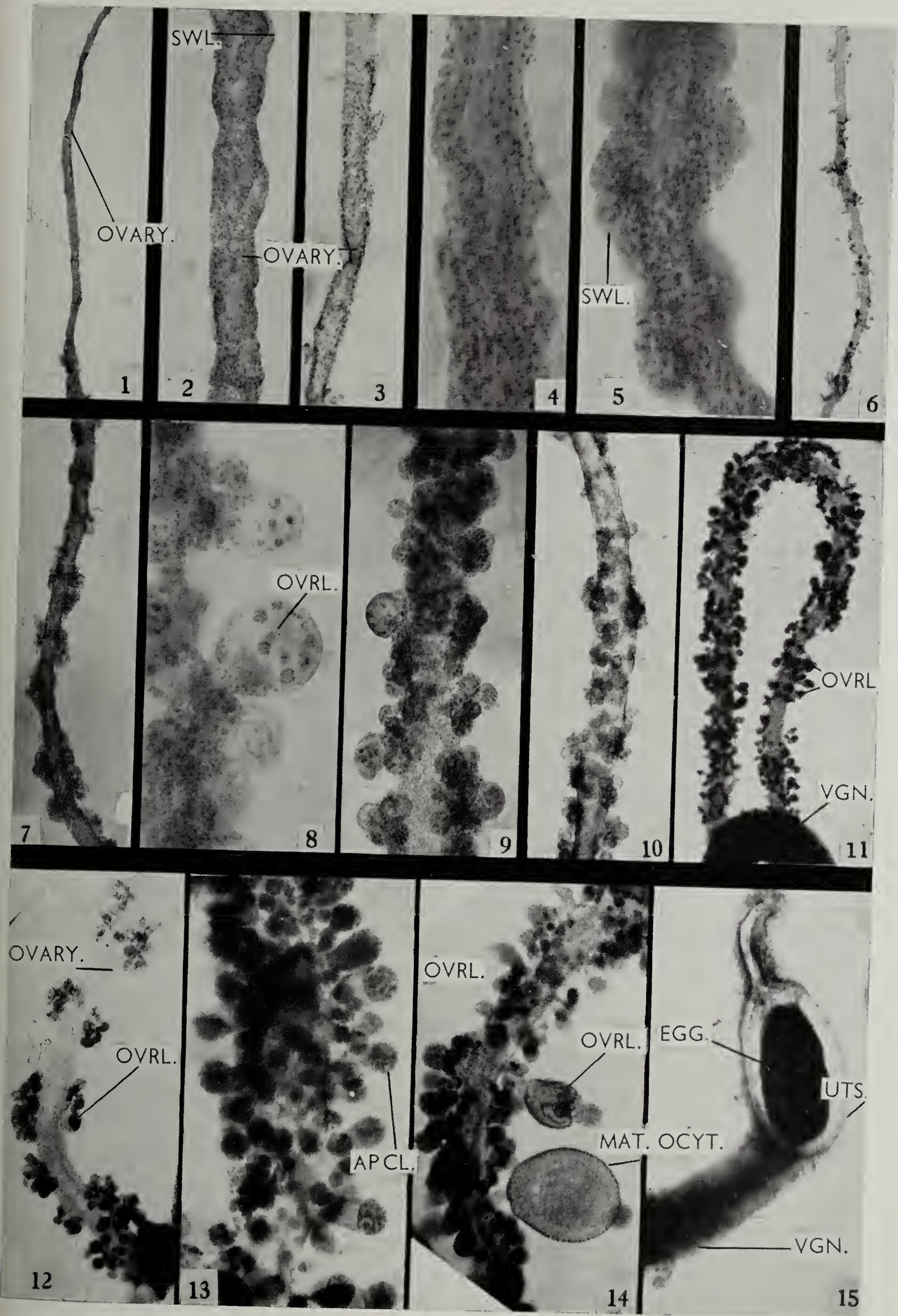
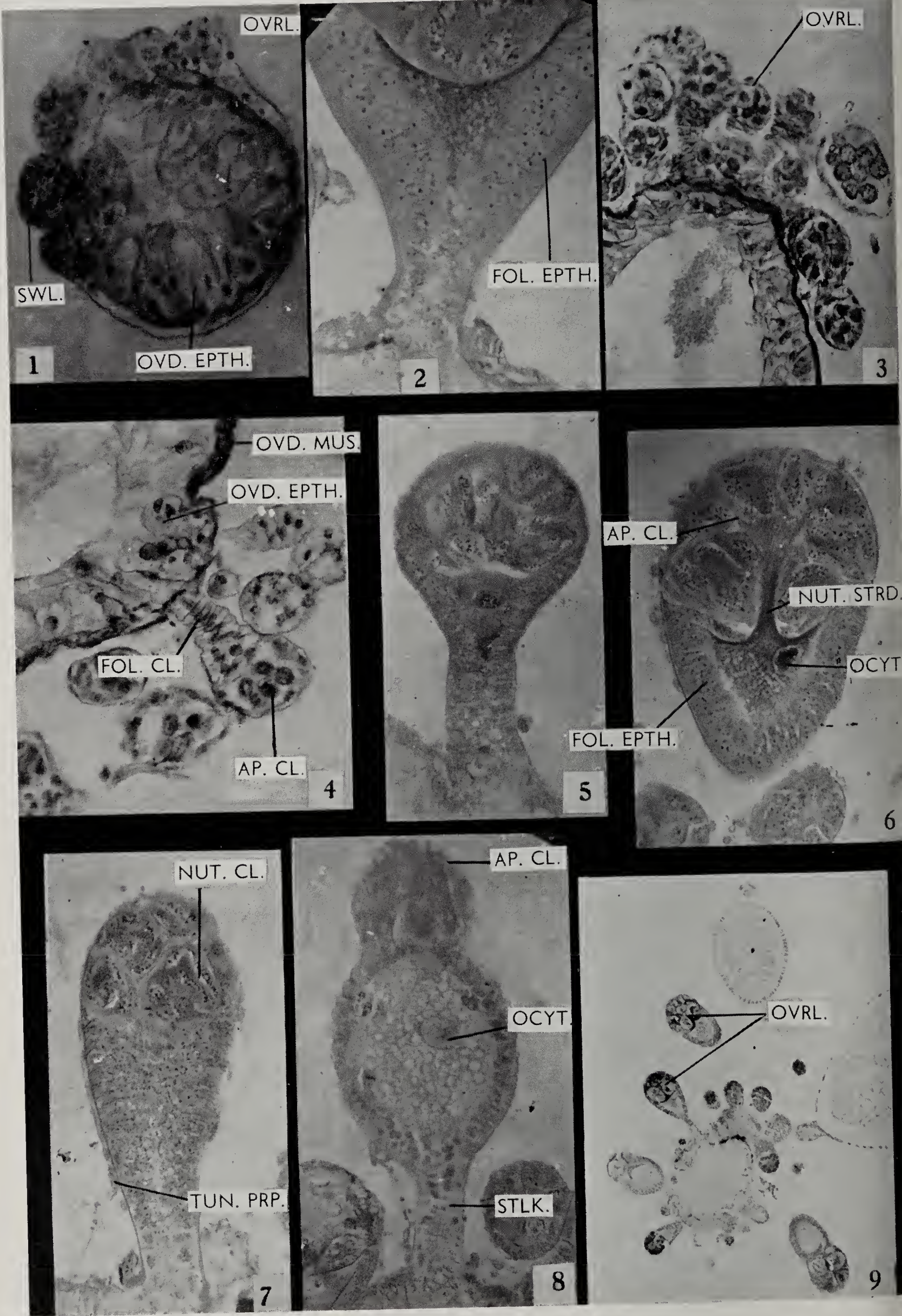


TABLE VIII

A. B. MISRA and SUSARLA RAMMOHAN RAO:
The development of the ovary in the Female of *Drosicha (Monopplebus) quadricaudatus* Green



SECTION II

A. B. MISRA and SUSARLA RAMMOHAN RAO:
The development of the ovary in the Female of *Drosicha (Monophlebus) quadricaudatus* Green

TABLE IX

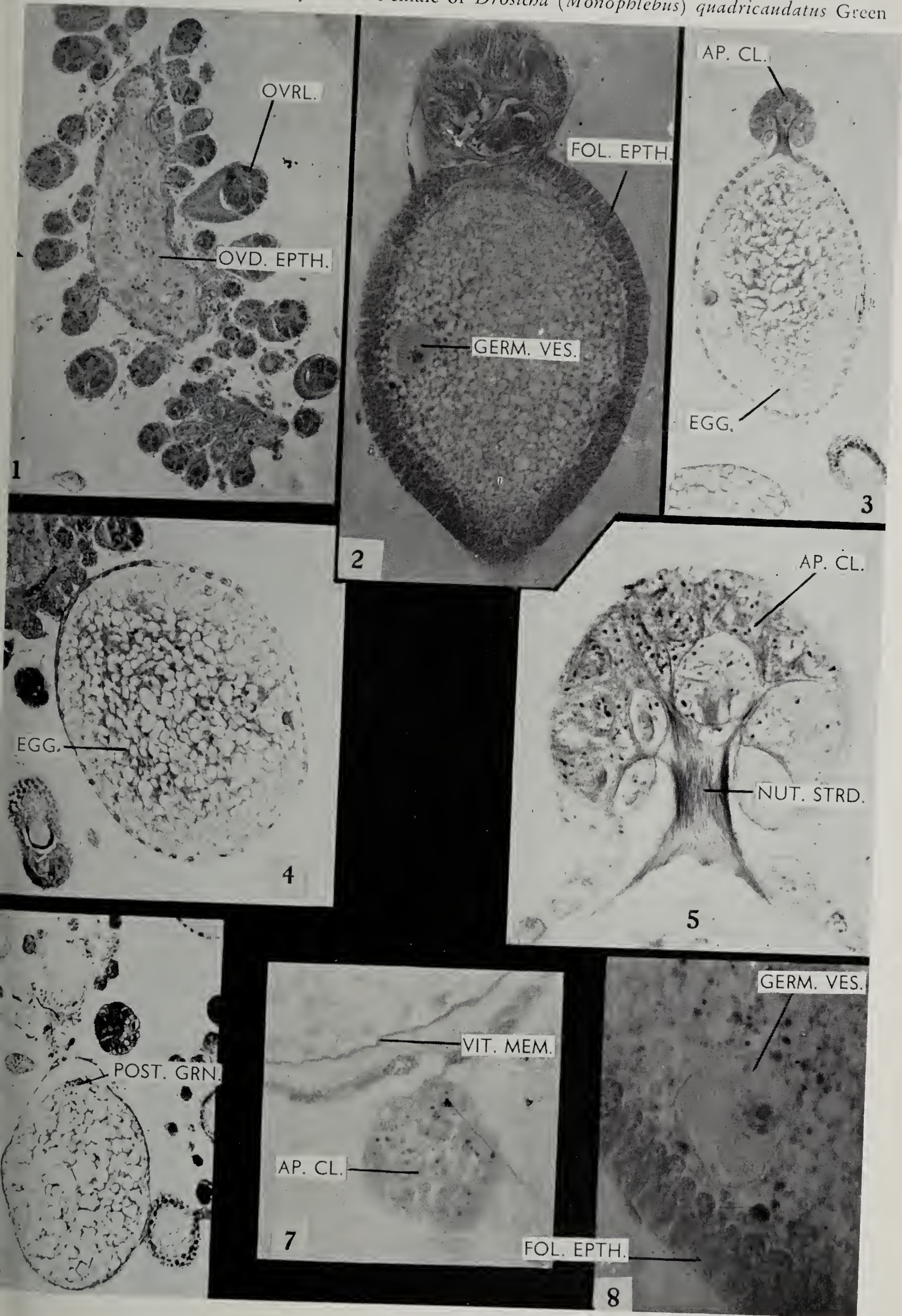
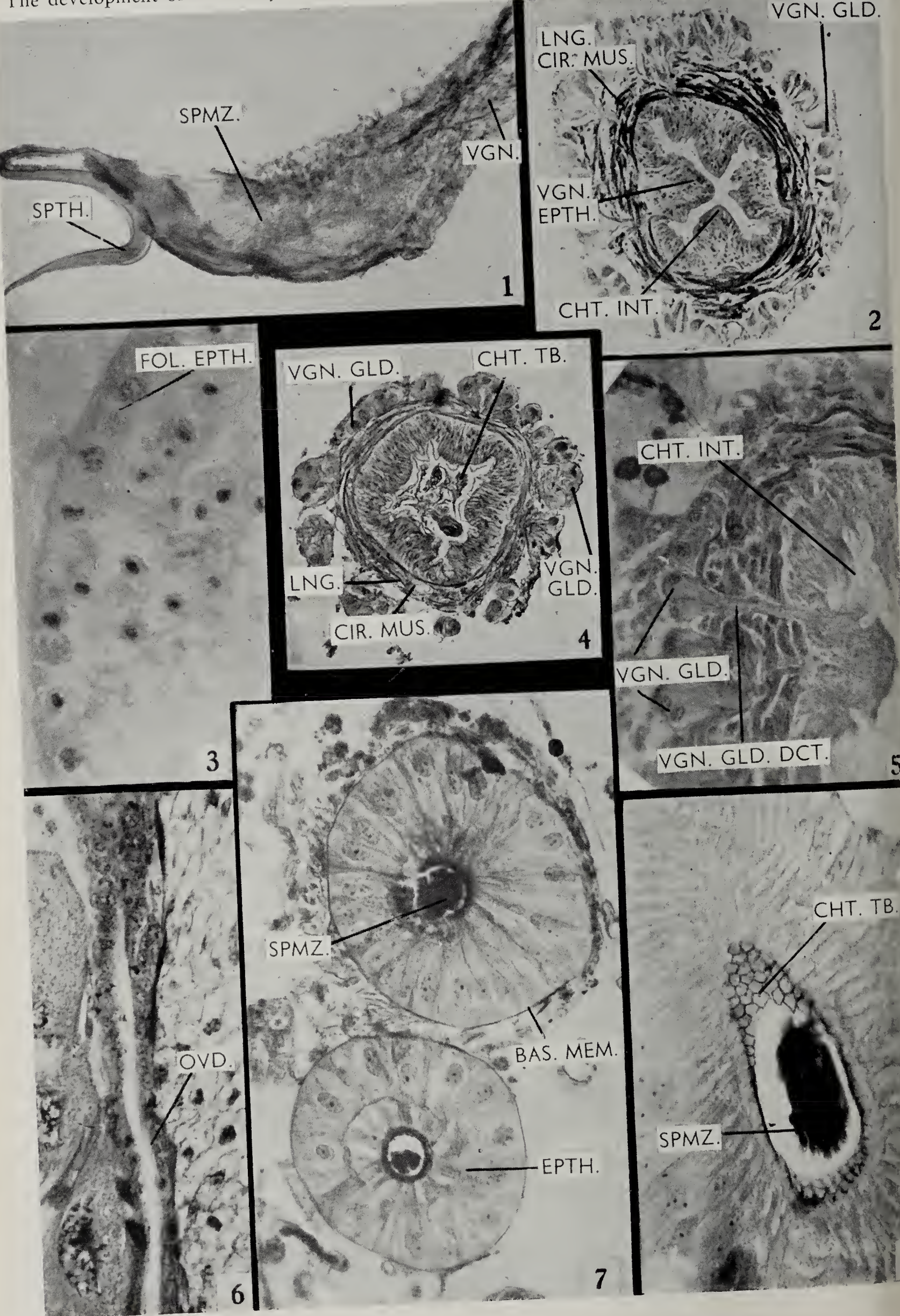


TABLE X

A. B. MISRA and SUSARLA RAMMOHAN RAO:
The development of the ovary in the Female of *Drosicha (Monophebus) quadricaudatus* Green



is composed of broad and prominent cells. As the deposition of reserve food material proceeds at a rapid rate, the nuclei of the nurse cells become irregular in outline (Pl. IX, fig. 2). The oocyte changes its position during the growth phase. At first, it lies nearer to the nurse cells, but later shifts towards the centre of the egg-chamber when the deposition of the reserve material begins. Still later, it sinks towards the peduncle and stays there till the deposition of yolk is complete. In an advanced state, the nucleus of the oocyte lies on one side of the chamber surrounded with plenty of reserve material. When the oocyte nucleus passes into the germinal vesicle, it stains feebly and vacuoles appear in it (Pl. IX, fig. 8).

Formation of the vitelline membrane

When the deposition of yolk is completed, a definite membrane becomes noticeable between the follicular epithelium and the oocyte (Pl. IX, fig. 4). The question of origin and identity of this membrane naturally arises. No secretion from the follicular epithelial cells is visible, at this stage, as reported by Nicholson¹ in the case of *Culex masculipenis* to justify the conclusion that the vitelline membrane is secreted by the follicular cells. It has been observed by us that the continuity of the nutritive cords

¹ Nicholson (8) writes that "the inner wall must be secreted by the follicular epithelium, and, after this has been produced, the epithelium changes its form of activity and secretes the outer wall".

Explanation of the Tables IX and X:

Table IX: Fig. 1. Longitudinal section of the oviduct—to show the ovarioles in various stages of development and their method of attachment to the oviduct. $\times 450$. Fig. 2. A mature ovariole with the germinal vesicle. $\times 450$. Fig. 3. A fully mature ovariole before the disappearance of the nutritive cords. The formation of the vitelline membrane is evident. $\times 450$. Fig. 4. A fully formed ovariole to show the ameboid condition of the egg cell and the presence of excessive yolk in it. $\times 450$. Fig. 5. Nutritive strands and nurse cells highly enlarged. The follicular cells in close proximity to the nutritive cords are very much flattened. $\times 450$. Fig. 6. A mature egg about to descend into the oviduct. The posterior granules have appeared. $\times 450$. Fig. 7. Nurse cells have completely constricted off and the opening between the two chambers is closed. $\times 450$. Fig. 8. Germinal vesicle and follicular epithelium highly enlarged. $\times 450$.

Table X: Fig. 1. Whole mount of the uterus and the vagina together with the spermatheca to show the spermatozoa inside it. $\times 450$. Fig. 2. Transverse section of the vagina to show its structure. $\times 450$. Fig. 3. Follicular epithelium showing atresia. $\times 450$. Fig. 4. T. S. of the uterus showing sperm-mass inside it. $\times 450$. Fig. 5. T. S. of the vagina to show the glands and their ducts. $\times 450$. Fig. 6. Longitudinal section of the oviduct showing its cellular nature only. $\times 450$. Fig. 7. T. S. of spermatheca showing its histology. $\times 450$. Fig. 8. T. S. of spermatheca showing the honey-combed nature of its chitinated lumen. $\times 450$.

ABBREVIATIONS USED

Ap. Cl.	= Apical Cell	Ovd. Epth.	= Oviducal Epithelium
Bas. Mem.	= Basement Membrane	Ovd. Mus.	= Oviducal Muscle
Cht. Int.	= Chitinous Intima	Ovary	= Ovary
Cht. Tb.	= Chitinous Tube	Ovrl.	= Ovariole
Cut.	= Cuticle	Post. Grn.	= Posterior Granule
Egg	= Egg	Spth.	= Spermatheca
Epth.	= Epithelium	Spmz.	= Spermatozoa
Fol. Cl.	= Follicular Cell	Stlk.	= Stalk
Fol. Epth.	= Follicular Epithelium	Swl.	= Swelling
Germ. Ves.	= Germinal Vesicle	Tun. Prp.	= Tunica Propria
Lng. Cir. Mus.	= Longitudinal and Circular Muscles	Uts.	= Uterus
Mat. Ocyt.	= Maturing Oocyte	Vgn.	= Vagina
Nut. Strd.	= Nutritive Strand	Vgn. Epth.	= Vaginal Epithelium
Nut. Cl.	= Nutritive Cell	Vgn. Gld.	= Vaginal Gland
Ocyt.	= Oocyte	Vgn. Gld. Dct.	= Duct of the Vaginal Gland
Ovd.	= Oviduct	Vit. Mem.	= Vitelline Membrane

with the egg-yolk lasts until it is finally interrupted by the growth of the follicle cells situated around the constriction. At this stage, the cortical layer of yolk, which often gets detached from the follicular epithelium, at certain places, can be distinguished. The nutritive cords shrivel up completely and part of the cortical layer belonging to that region forms a membrane (Pl. IX, fig. 7). The enclosure of the yolk by the vitelline membrane marks the end of yolk formation. Our observations are thus in agreement with those of Vishwanath (17). A feeble connection between the atrophied nurse cells and the follicular epithelium may, however, persist for some time even after it has become detached from the ovarian egg as indicated in Pl. IX, fig. 7.

The formation of the chorion

The consensus of opinion is generally in favour of the chorion being formed as an exudation from the follicular epithelium. In the case of *M. quadricaudatus*, we have not succeeded in tracing the origin and differentiation of the chorion completely, but it seems to us that it is formed as a secretion from the follicular epithelium because in some of the sections signs of it are visible.

Fertilisation and maturation

At the close of the yolk production, the nucleus of the oocyte becomes the germinal vesicle. It assumes a characteristic position close to the periphery of the egg almost touching the yolk membrane (Pl. IX, figs. 3 and 4). The germinal vesicle contains fine granular material in which a darkly staining mass can be seen.

Sections of ovarioles at this stage, when mature oocytes are contained in them, show that the spermatozoa, which were stored in the spermatheca, ascend the oviducts to fertilize the mature eggs.

The passage of the egg through the oviduct

In *Drosicha quadricaudatus* a partition comparable to that shown by Snodgrass (Fig. 285 E) is absent, but the pedicel is full of cells which may be acting as a plug (Pl. VIII, figs. 2 and 8). Figures 7 and 8 in the textfigure represents the oviducts of the female of *Drosicha quadricaudatus* distended with eggs that are evidently on their way to the exterior. At this time, the uterus and the vagina secrete some kind of a substance from certain glandular cells occurring outside their muscular coats which may be collateral in function. Figure 5 in Plate X shows the nature and position of these accessory glands and their ducts. When the egg is deposited in the ovisac, it is covered all over with granular wax which is secreted by the glands situated around the genital opening.

The Corpus luteum

As the egg enters the oviduct, the follicular walls of the basal chamber, the nurse cells and the cells of the pedicel collapse and constitute the so-called *Corpus luteum*.

LITERATURE CITED

1. BAEHR, V. B. de, 1920: La Cellule, Vol. 30, pp. 317—354. — 2. CLAUS, C., 1864: Zeit. f. wiss. Zool., Bd. 14, Heft I, pp. 42—54. — 3. EMEIS, W., 1915: Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog., Bd. 39, Heft I, pp. 27—78. — 4. GUNTHER, T., 1910: Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog., Bd. 30, Heft II, pp. 301—372. — 5. HEGNER, R. W., 1915: The Germ Cell Cycle in Animals. The Macmillan & Co., New York. — 6. HOGBEN, L. T., 1920: Proc. Roy. Soc., Lond., Series B., No. 640, pp. 305—329. — 7. LUBBOCK, J., 1859: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 149, pp. 341—369. — 8. NICHOLSON, A. J., 1921: Quart. Journ. Micros. Sci., Vol. 65, No. 259, pp. 395—448. — 9. PAULCKE, W., 1900: Zool. Jahrb. Abt. Anat. u.

- Ontog., Bd. 14, pp. 177—202. — 10. PIERANTONI, U., 1914: Arch. Zool. Ital., Vol. 7, pp. 243—274. — 11. SHINJI, G. O., 1919: Journ. Morph., Vol. 33, No. 1, pp. 73—126. — 12. SNODGRASS, R. E., 1935: Principles of Insect Morphology, McGraw Hill Book Co., New York. — 13. SCHNEIDER, A., 1885: Zool. Beiträge, Vol. 1, pp. 257—300. — 14. STEVENS, N. M., 1905: Journ. Expt. Zool., Vol. 2, No. 3, pp. 313—333. — 15. TANNER, G. W., 1907: Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog., Vol. 24, Heft IV, pp. 609—642. — 16. UICHANCO, L. B., 1924: The Philippine Journ. Sci., Vol. 24, No. 2, pp. 143—247. — 17. VISHWANATH, 1924: Quart. Journ. Micros. Sci., Vol. 69, N. S., No. 273, pp. 151—175. — 18. WILL, L., 1848: Biol. Centralbl., Bd. 3, No. 24, pp. 747—750. — 19. WILL, L., 1888: Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ont., Bd. 3, Heft II, pp. 201—286.

A MORPHOLOGICAL STUDY OF SPERMATOPHORE PLACEMENT AND MATING IN THE SUBFAMILY PLUSIINAE (Noctuidae, Lepidoptera)¹

PHILIP S. CALLAHAN

Louisiana State University

A comparison of the cuticular portion of the male and female reproductive tracts of eight species of Plusiinae was undertaken to determine the relationship between the structure of the reproductive system and its functioning in the mating pattern of the family *Noctuidae*.

Investigations on those portions of the reproductive tract that operate in the moulding and insertion of the spermatophore in several other noctuid species have been reported and the literature pertinent to the subject of reproduction and spermatophore formation in *Lepidoptera* has been reviewed (Callahan 1958; Callahan and Chapin, in press).

The male cuticular simplex, endophallus and spermatophore of these species have never been described, although McDunnough (1944) in revising the North America genera and species of the subfamily *Plusiinae* illustrated the bursa copulatrix of five of the species discussed in this paper.

Structural Comparisons

Comparison of structural characteristics of the reproductive system and spermatophore allows for differentiation of these species into two distinct groups (table I). Group I includes *Autographa biloba* (Steph.) (1), *Agrapha aerea* (Hbn.) (2), and *Rachiplusia ou* (Gn.) (3). Group II includes *Pseudoplusia includens* (Wlk.) (4), *Trichoplusia ni* (Hbn.) (5), *Trichoplusia oxygramma* (Geyer) (6), *Argyrogramma basigera* (Wlk.) (7), and *Argyrogramma verruca* (Fabr.) (8).

Group I (table I) includes three species that have a spermatophore with a short heavy collum and large cap, a short aedeagus, no sclerotized bulbus lock in the aedeagus and in which the constrictor muscle of the cuticular simplex (Fig. 1 R) is short and broad. The ductus bursae and seminal duct are inserted close together at the posterior end of the bursa copulatrix (Figs. 1 H and G.).

Group II (table I) includes five species that have a narrow spermatophore collum of medium or long length, a small spermatophore cap that fits tightly at the apex of the bursa copulatrix where the seminal duct arises, a characteristic sclerotized bulbus lock

¹ Especial thanks are due to Joan Chapin for assistance in this study and to the National Science Foundation for financial support made available under Grant G-3980 (Nocturnal behavior and reproduction of *Lepidoptera* in the family *Noctuidae*).

Table I
Morphological comparison of the reproductive tracts of eight species of Plusinae

Characteristic	Group I				Group II			
	<i>Autographa biloba</i> 1	<i>Agrapha aerea</i> 2	<i>Rachiplusia ou</i> 3	<i>Pseudoplusia includens</i> 4	<i>Trichoplusia ni</i> 5	<i>Argyrogramma basigera</i> 6	<i>Argyrogramma verruca</i> 7	8
Spermatophore	All lack well-developed frenum and have cap at aperture				Collum of medium length, narrow			
	Collum short and heavy				Collum extremely long and narrow			
Ductus bursae	Short, enters bottom of bursa				Short, enters low on bursa			
	Ductus bursae and seminal duct together				Long, enters low on bursa			
Seminal duct	Ductus bursae and seminal duct separated				Ductus bursae and seminal duct separated			
	Seminal duct enters bursa at end of loop				Seminal duct enters bursa posteriorly			
Endophallus shape	Extremely long, narrow and pleated				Seminal duct enters bursa anteriorly			
	Medium length and broad				Medium length and broad			
Bulbus locks	Simple and short				Folded			
	No lock				"Frankfurter shape"			
Sclerotized manipulators	"Globe shape"				Single large cornuti			
	Crochets and cornuti				"Shoehorn" & large cornuti			
Aedeagus	2 groups of cornuti				"Shoehorn"			
	No cornuti				Aedeagus long and narrow			
Simplex	Short				"Dumbbell"			
	Constrictor muscle short and broad				Constrictor muscle long and tapered			

(Figs. 4 V and 5 X) on the inner wall of the inverted cuticular endophallus, and in which the aedeagus is long and the constrictor muscle elongated and tapered at the end which conjoins the primary simplex. The ductus bursae and seminal duct are at opposite ends or at least separated by a portion of the bursa copulatrix.

Although *P. includens* (Fig. 4) has several distinctive characteristics that set it apart, i.e., the looped bursa copulatrix (McDunnough 1944) and "dumbbell-shaped" aedeagus, it is included in Group II as it has in common with the others of that group a sclerotized bulbus lock (Fig. 4 V), elongated tapered constrictor muscle and small spermatophore cap.

Spermatophore

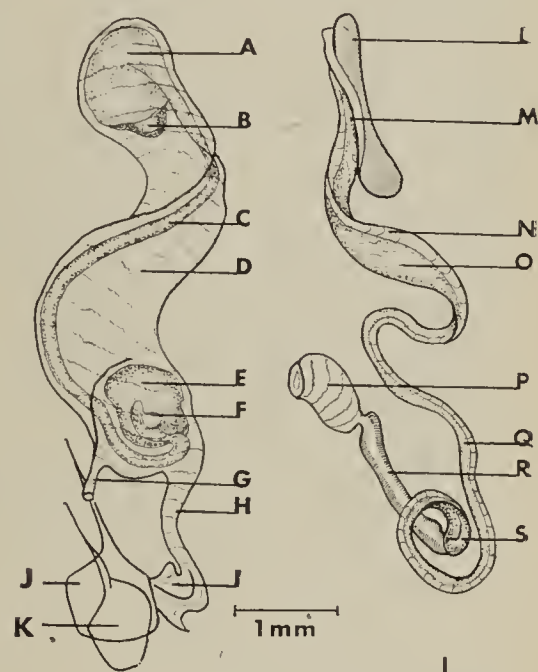
Measurements of the species dissected show that the length of the spermatophore collum (Fig. 1 C) is exactly equal to the length of the cuticular duct of the male cuticular simplex (Fig. 1 N). This was true of all other Noctuidae so far studied (Callahan 1958; Callahan and Chapin in press). The spermatophores of the subfamily Plusiinae (table I) differ from those of other Noctuidae studied in the lack of a frenum (lock) (Callahan 1958) and in having well developed caps over their aperture ends that serve to lock the spermatophore aperture in place at the insertion of the seminal duct on the bursa copulatrix. The characteristic cap occurring in these species remains in

Fig. 1. *Autographa biloba*

(Morphological terms apply to all species illustrated)

Female: A) Spermatophore corpus; B) Spermatophore corpus tip; C) Spermatophore collum; D) Bursa copulatrix; E) Spermatophore cap; F) Spermatophore aperture; G) Seminal duct; H) Ductus bursae; I) Ostium bursae; J) Papillae anales (8th segment); K) Papillae anales (9th-10th segments).

Male: L) Sclerotized aedeagus; M) Insertion of cuticular simplex and broad band of lateral transverse muscle of the cuticular simplex on the aedeagus; N) Cuticular duct of cuticular simplex; O) Broad band of lateral transverse muscle of cuticular simplex; P) Primary simplex; Q) Lateral transverse muscle of cuticular simplex; R) Circular constrictor muscle of cuticular simplex; S) Area where aperture end of spermatophore is formed.



place after the spermatozoa have left the spermatophore and is of a more permanent nature than those of other noctuid species studied. In *Heliothis zea* (Boddie), *Pseudaletia unipuncta* (Haw.), and *Peridroma saucia* (Hbn.) the cap disappears within a few hours following copulation (Callahan and Chapin in press), whereas, in the *Plusiinae* species the entire cap is invariably found in place regardless of how long after copulation the specimen is examined. Species of Group II have smaller and more triangular shaped caps than those of Group I.

The spermatophore colla are inserted in the bursa in characteristic loops, those of Group I taking an S-shape in the simple bursae with the aperture and large cap at the posterior end. In the genus *Trichoplusia* (Group II) the colla makes two complete loops with the aperture at the posterior end and in the genus *Argyrogramma* (Group II) the colla makes a loop and one-half with the aperture at the anterior end of the bursa. The collum of *P. includens* completes three loops but the final loop is inserted in the split fundus of the bursa (Fig. 4).

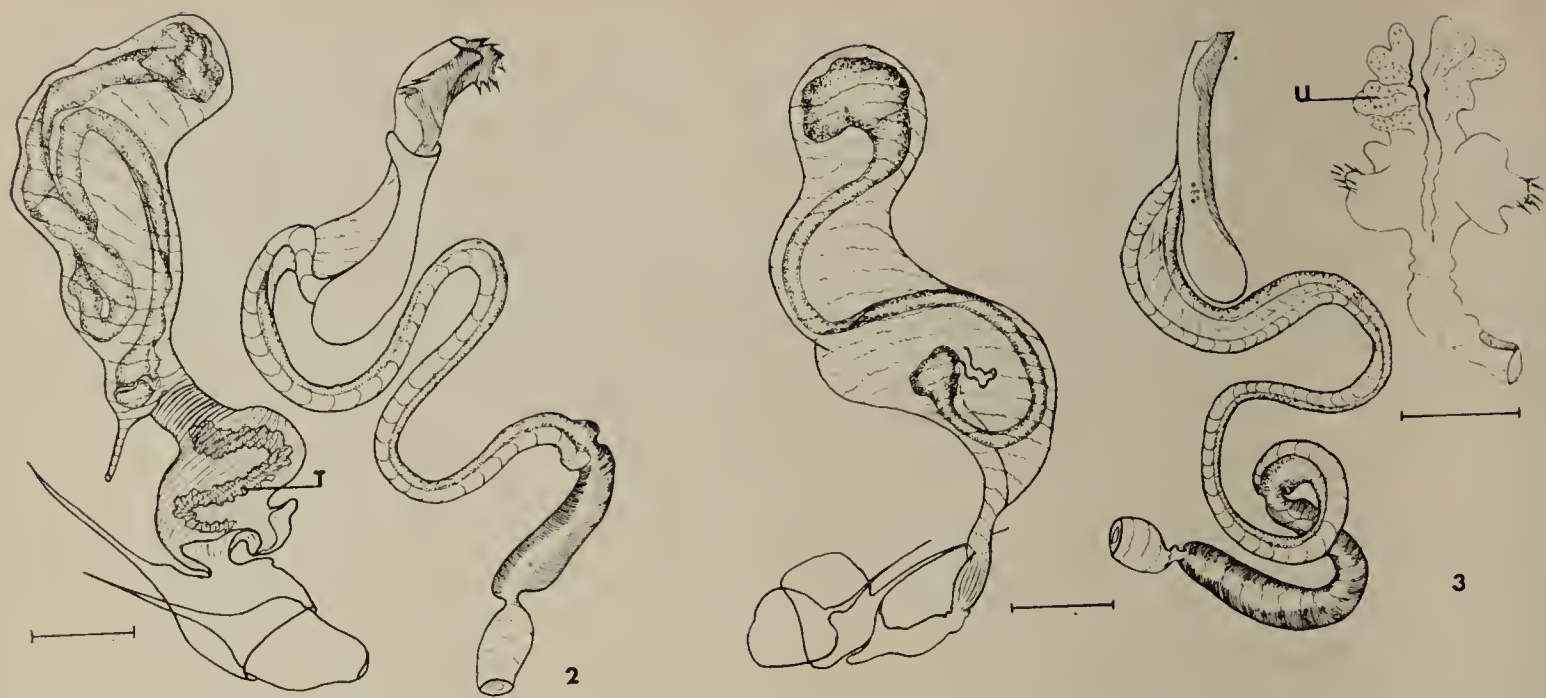


Fig. 2. *Agrapha aerea*. T) Heavily sclerotized duct of the ductus bursae.

Fig. 3. *Rachiplusia ou* (the illustrated endophallus of each species is drawn to a larger scale and is shown inverted and dissected from the outer aedeagus). U) Sclerotized thorns.

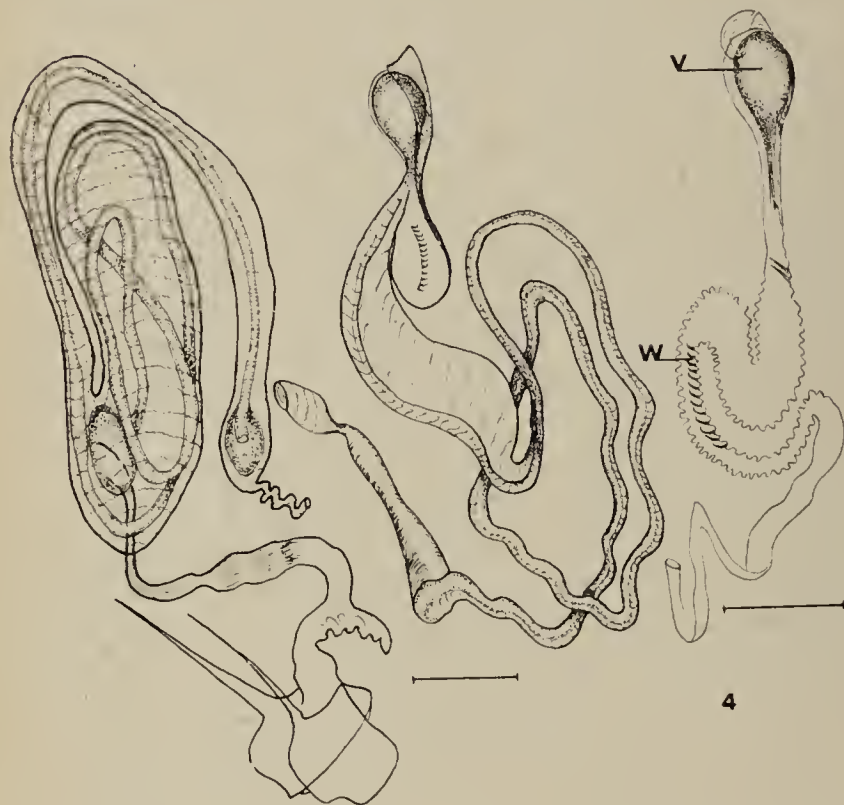


Fig. 4. *Pseudoplusia includens*.

V) Bulbus lock, "globe-shape"; W) Sclerotized crochets (manipulators).

Cuticular simplex and aedeagus

The cuticular simplex of all species is typical of the family *Noctuidae*, consisting of the cuticular duct (Fig. 1 N), the broad band of lateral transverse muscle (O), the lateral transverse muscle (Q), and the circular constrictor muscle (R) plus the area where the aperture end of the spermatophore is formed (S). The lateral appendix or area of frenum formation could not be demonstrated as in species of other subfamilies (Callahan 1958; Callahan and Chapin in press). A rather tapered constrictor muscle is characteristic of all species (Group II) that possess the bulbus lock.

The aedeagus of species of Group I is rather simple and short which is in keeping with the lack of any sclerotized endophallic structures contained within. The shape of the aedeagus of species of Group II is somewhat dependent upon the shape of the sclerotized structures of their respective endophalli. This is particularly true of the characteristic shape of the bulbus locks occurring on the inner wall of the inverted endophalli, i.e., the dumbbell shape of the aedeagus of *P. includens* (Fig. 4 V).

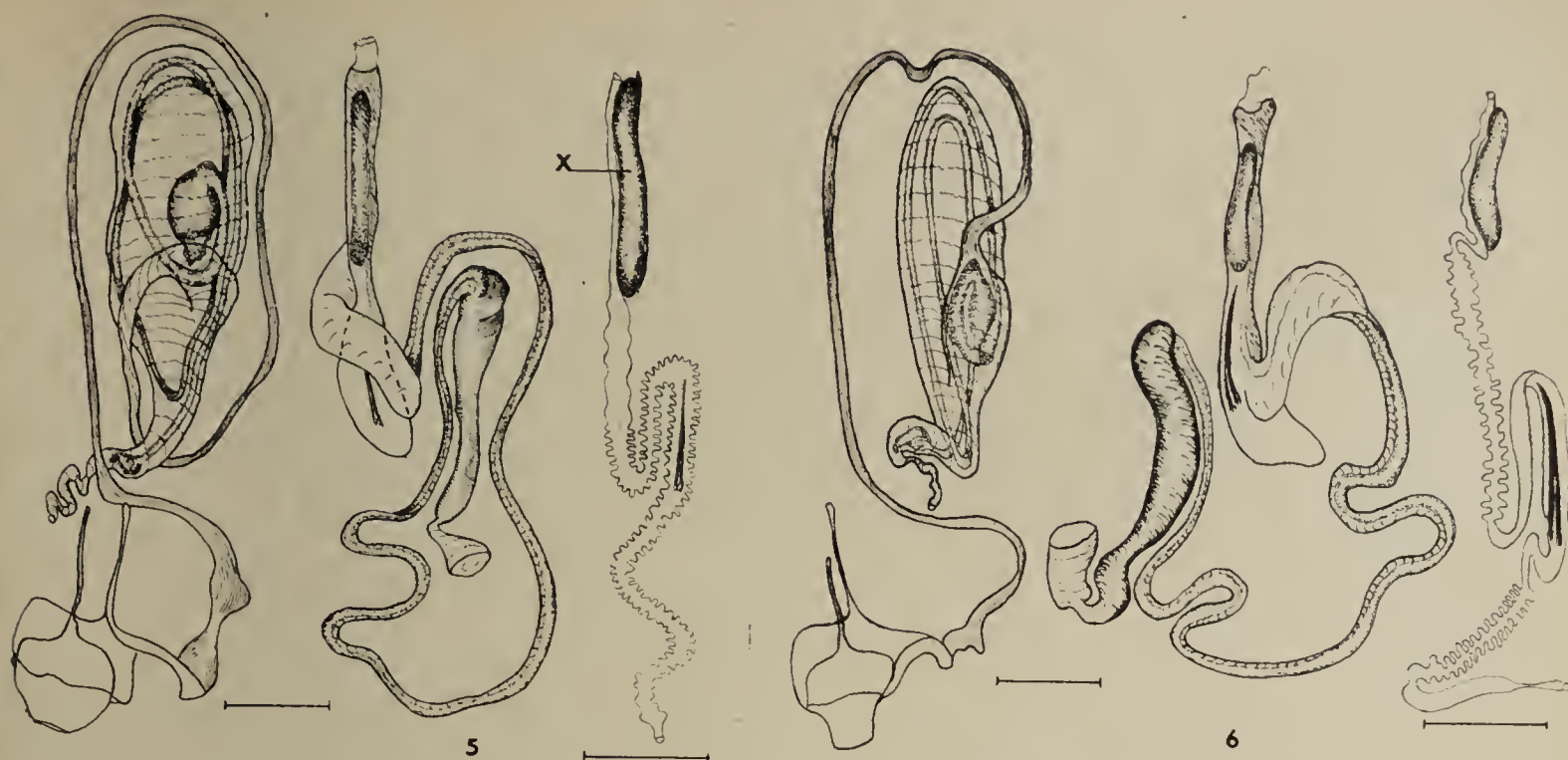


Fig. 5. *Trichoplusia ni*. X) Bulbus lock, "frankfurter-shape".

Fig. 6. *Trichoplusia oxygramma*.

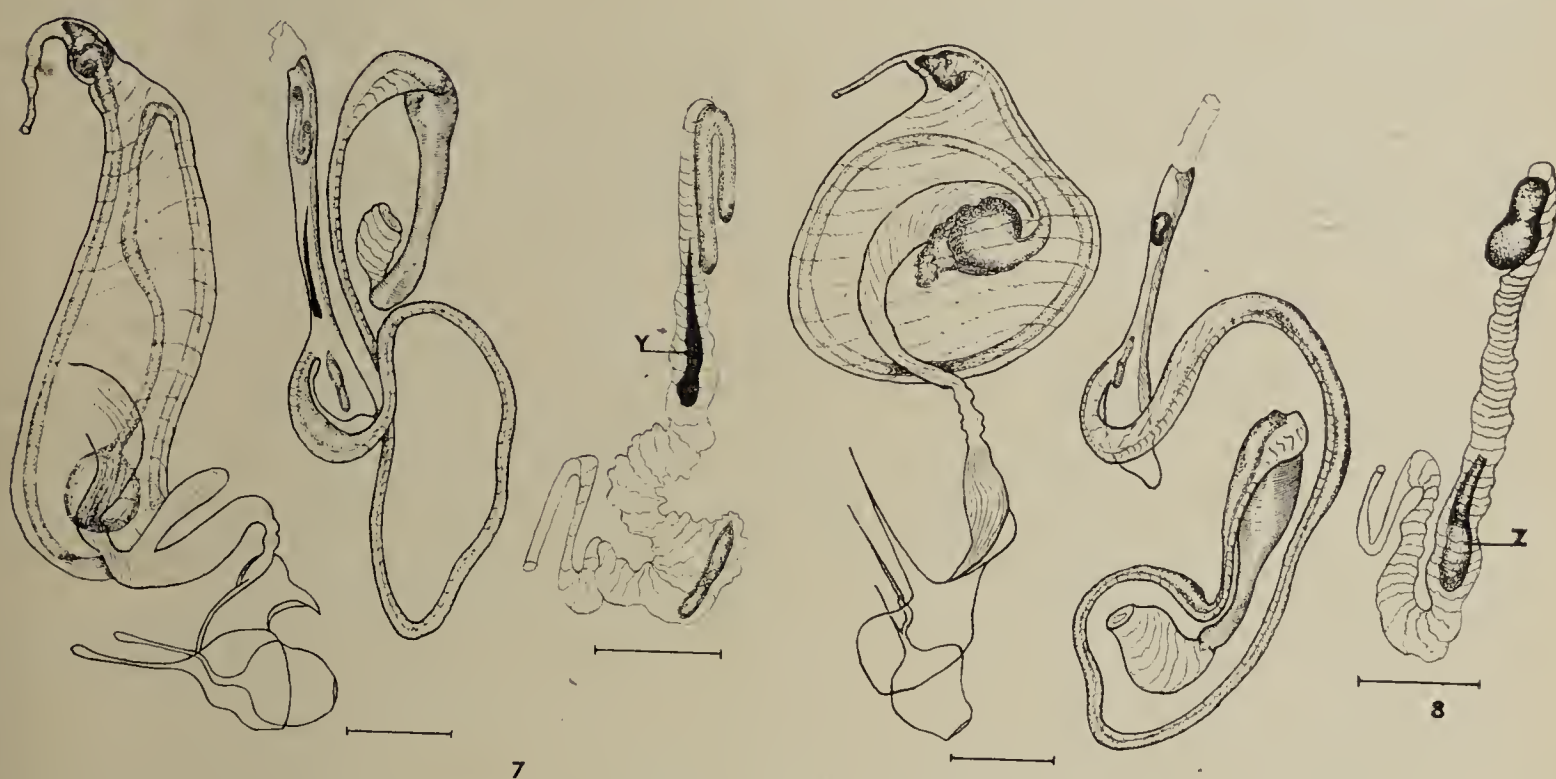


Fig. 7. *Argyrogramma basigera*. Y) Large thorn-like cornuti (manipulator).

Fig. 8. *Argyrogramma verruca*. Z) Sclerotized manipulator, "shoe-horn".

Endophallus

With the exception of sclerotized thorns (Fig. 3 U) and two sets of 5 to 6 simple cornuti on the endophallus of *R. ou*, the structure of the endophalli of species of Group I is simple and consists only of the very wide pleated endophalli folded within the aedeagus. The endophalli of the species of Group II are extremely complicated and contain sclerotized structures which are here termed manipulators and locks because of the various functions that they without a doubt perform during the process of spermatophore insertion. Species of the genus *Trichoplusia* (Group II) have in common long, narrow and extremely well pleated endophalli which are in keeping with the long, narrow ductus bursae through which the endophalli must pass to manipulate the elongated coiled spermatophores into position in the bursae.

Bulbus locks of endophallus

The sclerotized bulbus locks typical of Group II are attached on the inner endophallic wall in the normal inverted position as are the various cornuti and other sclerotized structures (manipulators). During copulation all the sclerotized structures pass to the outside of the everted endophallus. The bulbus locks are located within the posterior end of the aedeagus and arise on the inner wall of the inverted endophallus at the point where the endophallus conjoins the aedeagus (the secondary gonopore)². The bulbus lock of *P. includens* (Fig. 4) is "globe-shaped", those of species of the genus *Trichoplusia* (Figs. 5 and 6) elongated and "frankfurter-shaped", that of *A. basigera* (Fig. 7) elongated but folded back on itself medially and *A. verruca* (Fig. 8) "bean-shaped".

Sclerotized manipulators

A series of 13 crochet-like cornuti (Fig. 4 W) arise in the more narrow anterior end of the inverted endophallus of *P. includens* (Fig. 4) and just anterior of the bulbus lock (Fig. 4 V) are a pair of heavier cornuti.

A long, heavy spine is located in the median area of the endophallus of each species of the genus *Trichoplusia* (Figs. 5 and 6). The endophalli of the species of the genus *Argyrogramma* (Figs. 7 and 8) are much wider than those of *Trichoplusia* and at their more anterior end are located heavy sclerotized "shoe-horn" shaped structures (Fig. 8 Z). The endophallus of *A. verruca* also contains an extremely heavy spine (Fig. 7 Y) just anterior of the bulbus folded lock. The pleated endophalli with the various structures, herein termed manipulators, are folded into the aedeagal caecum.

Bursa Copulatrix

In Group I the bursae are simple membranous sacks in which the short heavy spermatophores rest in an S-shaped position. Both the corpus and cap of the respective spermatophores are large and fill the opposite ends of the bursae. The bursa of *A. biloba* (Fig. 1) is twisted medially. The ductus bursae of *A. aerea* (Fig. 2) is bulbus with a heavily sclerotized and irregular inner cuticular lining (Fig. 2 T).

The bursae of species of Group II are also sack-like and membranous, that of *A. verruca* (Fig. 8) being rounded while the rest are elongated. The fundus of the bursa of *P. includens* (Fig. 4) splits from the main body and loops anteriorly around it to the right (ventral view). The ductus of the genus *Trichoplusia* (Figs. 5 and 6) are extremely long, ridge-like and heavily sclerotized. They loop around the anterior end of the bursae and that of *T. oxygramma* (Fig. 6) has a distinctive U-shaped indentation at the anterior end of the loop. The ductus bursae of *P. includens* (Fig. 4) and the genus *Argyrogramma* (Figs. 7 and 8) are of median length but that of *A. basigera* (Fig. 7) has a very distinctive heavily sclerotized appendix arising laterally from the main duct.

DISCUSSION

From dissections of two specimens of copulating *T. ni*, from measurements of the reproductive structures, and from what is known from observed copulations in other noctuids (Callahan 1958; Callahan and Chapin, in press) certain deductions can be made regarding the functions of some of the endophallic structures in these species during the process of mating.

² For an explanation of the functioning of the secondary and primary gonopore in noctuids see Callahan 1958.

In all species of noctuids so far studied by the author the aperture end of the spermatophore has been seen to be formed at the anterior end of the cuticular simplex (Fig. 1 S) in the area where it conjoins the circular constrictor muscle (Fig. 1 R). It follows, therefore, that regardless of where the seminal duct joins the fundus of the bursa the aperture end of the spermatophore must be necessity (in loci) be the last portion of the spermatophore to enter the bursa whereas the corpus end must of necessity enter first. It is obvious that in species of Group I the method of insertion would be rather simple, the corpus end entering first as the endophallus everts into the ductus bursae, and the corpus expanding as it is fed towards the anterior end of the bursa. The aperture end being the last to exit from the gonopore would emerge in place at the posterior end of the bursa where the seminal duct and bursa conjoin. The fact that there are no particular endophallic structures for the manipulation of the spermatophore is in keeping with what is considered a simplified method of insertion in these species.

Spermatophore insertion in species of Group II presents a far more complicated pattern. The endophallus of *T. ni* must evert from 11 to 14 mm into the extremely long ductus bursae of the female. Considerable force is certainly necessary to evert the cuticular endophallus up the long duct. Dissected copulating specimens have shown that the everted endophallus is locked into the ductus bursae by the sclerotized bulbus structure (Fig. 5 X) on the endophallus. As the endophallus everts this bulbus lock is the first structure to enter the ductus bursae. The lock becomes wedged into the wider most posterior portion of the ductus bursae. The movement of the endophallus as it everts past the bulbus structure creates a sideways expansion which wedges the endophallus and bulbus lock into an immovable position.

The sclerotized bulbs on the other species of Group II are certainly homologous and perform a similar function. Inspection of the posterior portion of the ductus bursae of *P. includens* shows that there is an expansion of the heavily sclerotized duct. The globe-like bulbus lock of this species is no doubt wedged into this expanded portion during copulation. The bulbus lock of *T. oxygramma* is quite similar to that of *T. ni*.

Species of the genus *Argyrogramma* present a most interesting variation of the bulbus lock. The endophallus of *A. verruca* (Fig. 8) has a "bean-like" bulbus lock, which probably wedges into the widened portion of the ductus bursae as in the other species, while *A. basigera* (Fig. 7) has a rather long "frankfurter-shaped" lock, as in the genus *Trichoplusia*, with the difference, however, that it is folded back on itself medially, the folded portion being unattached on the cuticular wall of the endophallus. There is a very distinctive appendix arising laterally from the ductus bursae of this species and although copulating specimens have not been dissected, measurements of both the folded portion of the bulbus lock and the appendix would seem to indicate that the bulbus lock is somehow positioned in the ductus bursae with the folded unattached portion inserted in the appendix and the portion that is attached to the endophallus lying in the widened portion of the ductus bursae as in the other species.

Since time series of specimens of Group II in the act of copulation have not been observed the functionings of the manipulators (crochets, cornuti and "shoe-horn" like structures) can only be surmised, and then only with great difficulty from a structural viewpoint, so will await further observational data.

There is no question that in the family *Noctuidae* species having a complicated method of spermatophore insertion must of necessity have a means of locking the endophallus in the bursa during mating (Callahan 1958; Callahan and Chapin, in press). This fact is further substantiated by the endophallic characteristics of Group II. The claspers do not serve this function and are of primary importance only in the securing and holding of the female initially until endophallic eversion secures the female through the locking mechanism. Regardless of what original evolutionary implications are involved, there is no doubt that there is a functional lock and key barrier that exists and can prevent successful mating of even closely related species of the same genus, i. e., *A. basigera* and *A. verruca* and it is thus extremely doubtful if successful copulation could be induced between such species as these.

REFERENCES CITED

- CALLAHAN, P. S., 1958. Serial morphology as a technique for determination of reproductive patterns in the corn earworm, *Heliothis zea* (Boddie). Ann. Ent. Soc. America 51: 413—428. — CALLAHAN, P. S. and J. B. CHAPIN. Morphology of the reproductive systems and mating in two representative members of the family Noctuidae, *Pseudaletia unipuncta* (Haw.) and *Peridroma saucia* (Hbn.) with comparison to *Heliothis zea* (Boddie) Noctuidae. In press. — McDUNNOUGH, J., 1944. A revision of the North American genera and species of the phalaenid subfamily, *Plusiinae* (Lepidoptera). Memoirs, So. Calif. Acad. Sci. 2: 175—232.

NOTES ON THE ROLE OF THE OVIDUCTUS COMMUNIS IN THE FERTILIZATION OF INSECT'S EGGS

V. V. YAKHONTOV

Assoziat Member of the Uzbek Academy of Sciences

In insects, whose eggs are fertilized at the moment of oviposition, which is peculiar to many species, the spermatozoids leave from the seminal receptacle during the time the mature egg makes way along the Oviductus Communis in the female. If the movements of the spermatozoids from the copulatory pouch of the female into the seminal receptacle may be explained by the chemotaxic action of the accessory glands of the seminal receptacle (which was proved for some butterflies), then there remained unexplained their reverse emergence from the seminal receptacle and the fertilization of eggs during oviposition. The difficulty of solving this problem is aggravated by the fact that it is practically impossible under existing methods to follow the whole process in living insects.

However, in some cases when dissecting the abdomen of females, carrying out oviposition, it was possible to observe, that the egg passing through the Oviductus Communis was contracted in its lateral outgrowth into which fall the ducts of the seminal receptacle. Such a picture was observed by us in the *Coccinellidae* species (in Figure 1—the sexual system of the female *Brumus octosignatus* Gebl., in Figure 2—the sexual system of the female *Adalia bipunctata* ab. *marginata* Rossi), or as can be seen from Figures 3 and 4 of W. Kozulina's work on the effect of feeding on the oviposition of the Body-louse of Man (*Pediculus hammatus corporis* De Geer); V. A. Strunnikow even observed this during the uninterrupted oviposition of a female silkworm moth during live dissection.



Fig. 1.
Brumus octosignatus Gebl.



Fig. 2. *Adalia bipunctata* ab.
marginata Rossi.

The anatomic structure of the sexual system in female insects allows us to find persuasive explanations for the way of the emergence of spermatozoids from the seminal receptacle and their penetration into the egg. The ducts of the seminal receptacle in female insects do not usually fall directly into the Oviductus Communis, as it is often erroneously represented and described, but into a peculiar, sometimes very short, lateral outgrowth. This outgrowth, situated near the sexual orifice functions as a copulatory pouch. It is also to be found in insects, whose sperms enter the sexual system of the female far away from the sexual orifice. Its role, even in cases when it is a copulatory pouch, is not limited to receiving the sperm during copulation.

Attention should be paid to the fact that while comparatively thin walls of the initial part of the Oviductus Communis, the walls of its lateral outgrowth and those of its parts, which lie further from the lateral outgrowth, are always thicker and have an ample amount of annular muscles.

The egg emerging from the ovariola, after having passed through the oviductus, under the influence of the specific contraction of the muscles at the end section of the Oviductus Communis, enters its lateral outgrowth. The micropyle zone of the egg may be found either at the end of the opposite initial movement of the eggs as it is observed in lady-birds and butterflies *Antheraea pernyi* Guer and *Bombyx mori* L., or at poles, in the direction in which the egg moves as in *Pediculus hammatus corporis* De Geer, according to the drawing by Kozulina. Irrespective of this, the peculiarities of the specific contraction of the muscles of the Oviductus Communis and its outgrowth ensures the close pressing of the micropyle region to the orifice of the seminal receptacle duct. The measurements carried out by Strunnikov in the *Bombyx mori* showed that the width of the end part of the gap of the canal of the seminal receptacle and the size of the micropilary cavity of the egg corresponds exactly. They are equal to 4—5 microns in the silkworm moth. The spermatozoids during the contraction of the muscles of the seminal receptacle, and then through the canal of the seminal receptacle, and also, owing to the spiral contraction of the tail threads of the spermatozoids, are pushed through the micropyle into the egg.



Fig. 3. *Pediculus hammatus corporis*
De-Geer (after W. Kozulina).



Fig. 4. *Pediculus hammatus corporis*
De-Geer (after W. Kozulina).

The period of sojourn of the egg in the outgrowth of the Oviductus Communis coincides with time elapsed between the laying of the two next eggs.

The structure of the Oviductus Communis and the fact that the pressure on the eggs in its outgrowth does away with the necessity to assume the chemotaxic action of the eggs. The assumption on the presence of the chemotaxic action of the eggs which would ensure the penetration of spermatozoids into them, are contradicted by the numerous failures during attempts to artificially fertilize mature eggs of the insects by means of immersing them into sperm, taken directly from the sexual testes of males as well as from the copulatory pouch or seminal receptacle of the females.

The above mentioned method of fertilizing eggs is not common to all insects, particularly, it cannot occur in species, whose eggs are fertilized before the completion of their development in the ovariola, and also in species devoid of the seminal receptacle, as for instance in the bugs *Cimex* or *Chrysomelidae*.

THE FUNCTIONAL MORPHOLOGY AND INTERPRETATION OF THE INSECT OVIPOSITOR¹

G. G. E. SCUDDER

Department of Zoology, University of British Columbia, Canada

From a consideration of the structure of the female genitalia in the *Machilidae* and *Lepismidae*, it is shown that a more satisfactory interpretation of the ovipositor in many of the higher insect orders is obtained if the structure in the *Lepismidae* is taken as the basic type. It is shown that the *Lepismidae* and the pterygote orders possess an extra sclerite, the gonangulum: this is absent from the *Machilidae*. Typically this sclerite is fused anteriorly to the base of the first gonapophysis and posteriorly articulates dorsally with the ninth tergum and ventrally with the second gonocoxa. The functional importance of this sclerite is discussed with the aid of models. A study of the morphology, musculature and post-embryonic development of the ovipositor in the *Lepismidae* shows that this gonangulum arises from the ninth abdominal segment and is in fact the antero-dorsal corner of the second gonocoxa; there is also evidence to show that the Exopterygote gonangulum arises similarly. If it is accepted that the gonangula are homologous structures throughout the Insecta, a new interpretation of the ovipositor in many of the orders becomes inevitable.

DISCUSSION

R. G. DAVIES: I found Dr. Scudder's new interpretation of the insect ovipositor very convincing. In Limothrips I have found that the gonangulum develops in the prepupa and pupa from epidermis which otherwise goes to form the ninth tergum. This confirms Dr. Scudder's argument that the homology of the gonangulum must be based on adult anatomy, the development differing in the different groups of insects.

¹ Published in full under the same title in *Canad. Ent.* (1961) 93: 267—272. See also Scudder, G. G. E., 1961. The comparative morphology of the insect ovipositor, *Trans. R. ent Soc. Lond.* 113: 25—40.

THE MECHANISM OF ROTATION OF THE MALE TERMINALIA IN *Aedes Aegypti* (L.)¹

JACK COLVARD JONES and CYRIL J. HODAPP

Department of Entomology, University of Maryland, College Park, Maryland, USA

While it has been known for many years that the external genitalia of male mosquitoes rotates 180° either to the right or left during the first day of adulthood, no explanation has been offered that could account for this occurrence.

Two factors are involved in the rotation: (1) the intersegmental region between the seventh and eighth abdominal segments is at first readily deformable, but during rotation slowly hardens; (2) the vigorous peristaltic contractions of the hindgut act as definite twisting force. These two factors operating together produce the rotation. This was proved by two crucial experiments. Injury to the intersegmental membrane

¹ This study was supported in part by a grant (RG-6021) from the Department of Health, Education and Welfare, Public Health Service, National Institutes of Health, Bethesda 14, Maryland. Scientific Article No. A 797, Contribution No. 3065 of the Maryland Agricultural Experiment Station.

between the seventh and eighth abdominal segments leads to premature hardening and prevents rotation. Removal of the hindgut alone or severing its connection at the anus prevents rotation of the external genitalia.

DISCUSSION

CALLAHAN: What do you consider the function of the accessory glands of male *Aedes aeg.*?

JONES: Replies that he did not know.

CALLAHAN: In Lepidoptera it is considered by some investigators to be the precursor substance to form the spermatophore, by others it is the substance that triggers sperm movement. If it were the spermatophore precursor, which I do not believe to be in Noctuidae, then it would possibly have lost its function as such in spermatophore forming insects such as *Aedes aeg.*

ADAPTIVE EVOLUTION IN EGG STRUCTURE OF SOME ICHNEUMONIDAE (Hymenoptera)

W. R. M. MASON, Ottawa, Canada

Manuskript nicht eingegangen

ABSTRACT

In the subfamily Tryphoninae of the Ichneumonidae (parasitic Hymenoptera) the large, stalked eggs are attached to the host larva by the stalk alone, the bulk of the egg remaining external. In some genera of the tribe Exenterini the stalk of the egg evolves into very complex structures. The greater efficiency of these complex structures enables the insects to inhabit a much greater variety of habitats. At the same time the structure of the adult insect has changed very little.

DISCUSSION

G. J. KERRICH: This paper has been of special interest for me, because Dr. Mason has studied the species of Exenterini in the Nearctic and I in the Palaearctic. He has also had much opportunity of studying the biology of these insects which I have not had, but I had the opportunity of studying some members of the next related tribe, the Tryphonini in Finland in 1935 and made a small communication shortly afterwards to the Royal Entomological Society of London (1936).

Dr. Mason mentioned that the species *Exenterus tricolor* Roman was only successful in damp conditions. A similar egg is possessed by species of the genus *Tryphon*. I collected larvae of the Tenthredinid genus *Dolerus* feeding on *Iuncus*, that bore eggs of *Tryphon*. These larvae were often able to throw off the egg of the parasite when accomplishing their final moult, as I observed in collecting tins in which the conditions were no doubt, less humid than in the field in *Iuncus* swamps. I observed also a species of the genus *Polyblastus* in which a number up to about 30 eggs are carried on the ovipositor outside the body of the insect. Previously it had been suggested that the value of this habit might be to enable the adult parasite to deposit a number of eggs in a short time if it should find a number of hosts available. Keeping the *Polyblastus* under observation in a collecting tin supplied with several hosts I found that it laid one egg each day for several days. I suggested that the advantage of laying an egg ready or almost ready to hatch might be in minimizing the chance of the parasite being thrown off when the host moulted. This case may also support Dr. Mason's thesis that it is of advantage for such an ectoparasite to attack a host that is almost ready to skin its cocoon.

INSECT TISSUE CULTURE OF OVARIAN SHEATH
OF SAMIA CYNTHIA (DRURY) PUPAE

ALBERT HARTZELL

Boyce Thompson Institute for Plant Research, Inc. Yonkers, New York, USA

(See Table XI)

Attempts heretofore to grow insect tissue have been largely for the purpose of the study of methods of transmissions of viruses in insects. The successful solution of many of the problems in entomology, however, await the development of techniques for growing insect tissue *in vitro* for prolonged periods of time. Genetically homogenous cells, for example, could be tested for response to chemicals which might result in developing new specific insecticides with greater differential toxicity to insects and warm-blooded animals. Possibly more important would be the opportunity to understand the metabolic and biochemical changes of specific insect tissues.

Reviews of the literature of insect tissue culture have been made by the writer (4) and by Day and Grace (1), in view of which discussion of the early literature on tissue culture has been omitted from this paper.

The present paper reports an attempt to grow ovarian tissue of the pupae of the cynthia moth (*Samia cynthia*) in Wyatt's medium (5, 6) modified by Grace (2, 3), and records the process of growth of the ovarian sheath by means of time-lapse and still photography. The tissue grew successfully for 120 hours, the period during which the time-lapse film was taken.

Material and methods

Ovaries were excised under sterile conditions from diapausing cynthia pupae and freed from the surrounding fatty tissue and tracheae. The ovarian tissue was washed and then placed in Wyatt's basic medium with Grace's additives and cut by means of cataract knives into fragments 1—2 mm in length. The tissue fragments were cultivated by using the hanging-drop slide technique in the above-named medium and incubated at a temperature of $25^{\circ} \pm 1^{\circ} \text{C}$.

Prior to dissection, the pupae were surface-sterilized with 70 per cent ethanol and incisions were made with dissecting scissors on the dorsal surface of the 4th, 5th and 6th tergites. The ovaries were freed from the body wall of the tergite and rinsed with the medium. They were placed in the depression of the Maxinov slide containing medium and cut into fragments of 1—2 mm length by means of cataract knives under a dissecting microscope. All glassware was sterilized by dry heat (190°C for 2 hours). The medium was sterilized by passage through a Mandler diatomaceous filter cylinder candle, Model No. 500 A, and then stored in a freezer. Aliquots were removed and hemolymph added as needed.

The basic medium which consists of salts, amino acids, organic acids and sugars, was made up as follows:

Wyatt-Grace Medium

Amino acids		mg./l.	Amino acids		mg./l.
L-Arginine	HCl	700	L-Proline		350
DL-Lysine	HCl	1250	L-Tyrosine		50
L-Histidine	HCl (mono)	300	DL-Threonine		350
L-Aspartic acid		350	DL-Methionine		100
L-Asparagine		350	L-Phenylalanine		150
L-Glutamic acid		600	DL-Valine		200
L-Glutamine		600	DL-Isoleucine		100
Glycine		650	L-Leucine		75
DL-Serine		1100	L-Tryptophane		100
DL-Alanine		450	L-Cystine		25
beta-Alanine		200	Cysteine	HCl	80

<i>Sugars</i>		<i>Grace's additives</i>	
	mg./l.		mg./l.
Glucose	700	Nicotinic acid	.01
Fructose	400	Choline	.1
Sucrose	400	para-Amino benzoic acid	.01
<i>Organic acids</i>		Folic acid	.01
alpha-Ketoglutaric	370	meso-Inositol	.02
Malic	670	Calcium pantothenate	.01
Succinic	60	Thiamine	.01
Fumaric	55	Riboflavin	.01
<i>Inorganic salts</i>		Biotin	.01
NaH ₂ PO ₄	1100	Pyridoxine	.01
MgCl ₂ · 6 H ₂ O	3040	3% Heat-treated hemolymph	—
MgSO ₄ · 7 H ₂ O	3700	Streptomycin sulfate	100.0
KCl	2980	Potassium penicillin	30.0
CaCl ₂	810		

Preparation: Inorganic salts, excepting CaCl₂, were dissolved in 300 ml of H₂O; the CaCl₂ in 72 ml; sugars in 100 ml; organic acids in 50 ml, neutralized with KOH; and amino acids in 400 ml. The solutions were mixed, the CaCl₂ being added last. The pH was adjusted to 6.35 and finally water added to a total volume of 1000 ml.

The medium contained 3 per cent plasma obtained from diapausing pupae of the *cynthia* moth. The pupae were first sterilized with 70 per cent ethanol. They were bled from the wing-pads and the blood was collected in sterile centrifuge tubes packed in ice. Immediately after collecting the hemolymph, it was heated to 60° C for 5 minutes. It was centrifuged to remove the blood cells and precipitate the proteins. The clear yellow supernatant was then added to the medium.

To reduce the chances of bacterial contamination, penicillin and streptomycin were included in the medium at concentrations of 0.03 mg/ml and 0.1 mg/ml, respectively.

The culture method was the hanging-drop in Maxinov slides with a depression of about 0.8 mm. The cover glass containing the tissue in about 0.005 ml of medium was sealed to the slide with a mixture (1:1) of paraffin wax (M. P. 54° C) and vaseline. The medium in the culture was renewed every 3 days and all cultures were incubated at 25° C.

The criteria used to judge growth in the cultures were the movement of the cells, the presence of fission in the migrated cells, and the increase in cell population.

Time-lapse photographs of the cultures were made with a Ciné-Kodak Special camera at the rate of one frame every two minutes during periods of 120 hours. In all, a total of 400 ft. of film was taken. The projection speed is 30 frames per minute or a speed of 1920 times normal. Magnification at the microscope was X 50. In addition, still photographs were taken of the cultures.

Results

In all, four cultures were studied by time-lapse photography. Culture No. 1 demonstrated the laying down of new tissue by proliferation from the cut surface of the ovarian sheath. Such proliferation is believed to be produced by amitotic division. A still photomicrograph of this appears in Fig. 1 A. Culture No. 2 showed rod-like proliferation from the cut surface of the ovarian sheath. Culture No. 3 showed large cell aggregates and the laying down of a layer of tissue in the medium. Culture No. 4 cells in the process of division were observed on the fourth day. This is interpreted to be the telephase of mitotic division, as depicted in still photomicrograph, Fig. 1 B.

Crystals of arsenic trioxide, thallium sulfate, copper sulfate, and DDT were introduced into the cultures. There was a definite inhibition of cell migration with arsenic trioxide which was not evident with any of the other compounds tested. A study of the specific effects of chemicals on cells in tissue culture, recorded by still photomicrophotography and time-lapse films, may lead to a bioassay method for the detection of insecticidal or insect-inhibiting substances.

LITERATURE CITED

1. DAY, M. F., and T. D. C. GRACE. Culture of insect tissues. *Ann. Rev. Entomol.* 4: 17—38. 1959. — 2. GRACE, T. D. C. Effects of various substances on growth of silkworm tissues *in vitro*. *Australian J. Biol. Sci.* 11: 407—417. 1958. — 3. GRACE, T. D. C. The prolonged growth and survival of ovarian tissue of the Promethea moth (*Callosamia promethea*) *in vitro*. *J. Gen. Physiol.* 41: 1027—1034. 1958. — 4. HARTZELL, A. Insect tissue culture: a review. *Proc. Tenth Internat. Congr. Entomol.*, Montreal, 1956. 2: 319—325. 1958. — 5. WYATT, G. R., T. C. LOUGHHEED, and S. S. WYATT. The chemistry of insect hemolymph. Organic components of the hemolymph of the silkworm, *Bombyx mori*, and two other species. *J. Gen. Physiol.* 39: 853—868. 1956. — 6. WYATT, S. S. Culture *in vitro* of tissue from the silkworm, *Bombyx mori* L. *J. Gen. Physiol.* 39: 841—852. 1956.

DISCUSSION

- R. C. SANBORN: 1. I am happy to see the first motion pictures of insect tissues in culture.
 2. What criteria have you used to define "Growth" in your cultures?
 3. We have found that the addition of B-vitamins to Wyatt's medium is rarely necessary and that certain vitamins, indeed actually inhibit survival growth of our cultures. In our experience, only meso-inositol simulates growth.
- A. HARTZELL: 1. The criteria used to judge growth in the cultures were movement of the cells, the presence of fission, and the increase in cell population.
 2. We did not attempt in this study to determine the value of any constituent of the medium as to its effect on growth.

SUR L'EXISTENCE ET L'ÉVOLUTION D'UN MYCÉTOME AU COURS DE L'EMBRYOGENÈSE DE CAUDOTHRIPS BUFFAI KARNY

A. BOURNIER

Le développement embryonnaire des Thysanoptères n'est connu que par les travaux d'Oulianina. Cet auteur profitant de la transparence du chorion des œufs de certains térébrants observa sommairement quelques étapes de la formation de l'embryon et publia en russe le résultat de ses recherches en 1874. Faute d'une étude plus précise de cette embryogenèse un certain nombre de problèmes relatifs à l'organisation et à la phyllogénie des Thysanoptères sont restés en suspens. Il est évident que la petite taille de ces insectes et de leurs œufs rendaient le travail malaisé. Nous avons eu la chance de trouver en abondance près du laboratoire une espèce qui est une des plus grandes existant en Europe. En outre nous avons montré (1957) qu'elle est ovovivipare. Ayant ainsi sous la main un matériel de choix, il était possible d'entreprendre l'étude du développement embryonnaire de *Caudothrips buffai* Karny. Au cours de ces recherches nous avons pu voir dans l'œuf le mycétome qui fait l'objet de la présente note.

ALBERT HARTZELL: Insect tissue culture of ovarian sheath of *Samia cynthia* (Drury) pupae

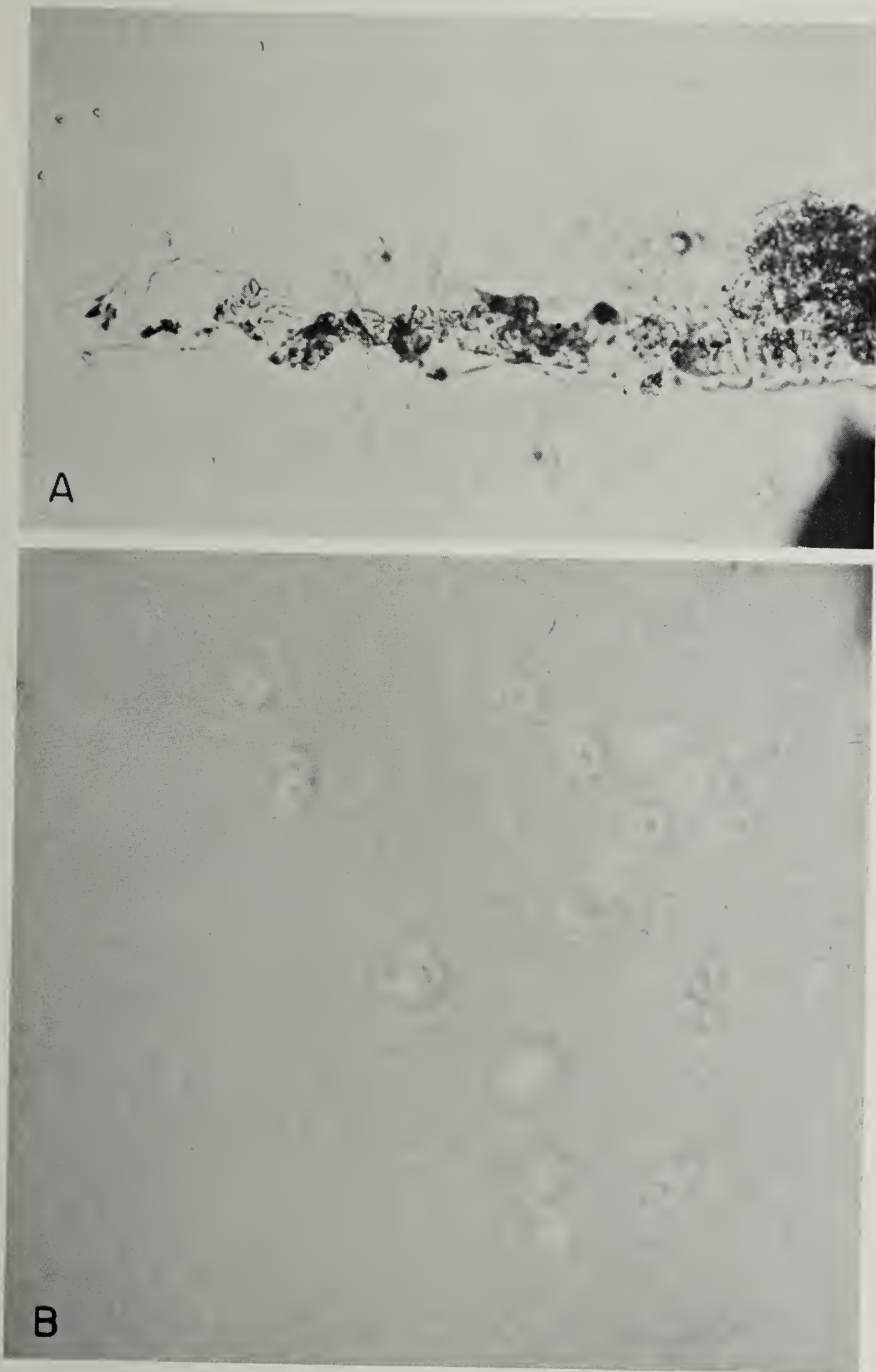


Fig. 1. Insect tissue culture. Ovarian tissue of *Samia cynthia* pupae in Wyatt's medium modified by Grace. A) Showing proliferation of the ovarian sheath for tissue fragment and free cells in the surrounding medium; B) Showing cell division in free cell aggregates in the medium. Magnification A and B is ($120\times$ on print $\times$ reduction).

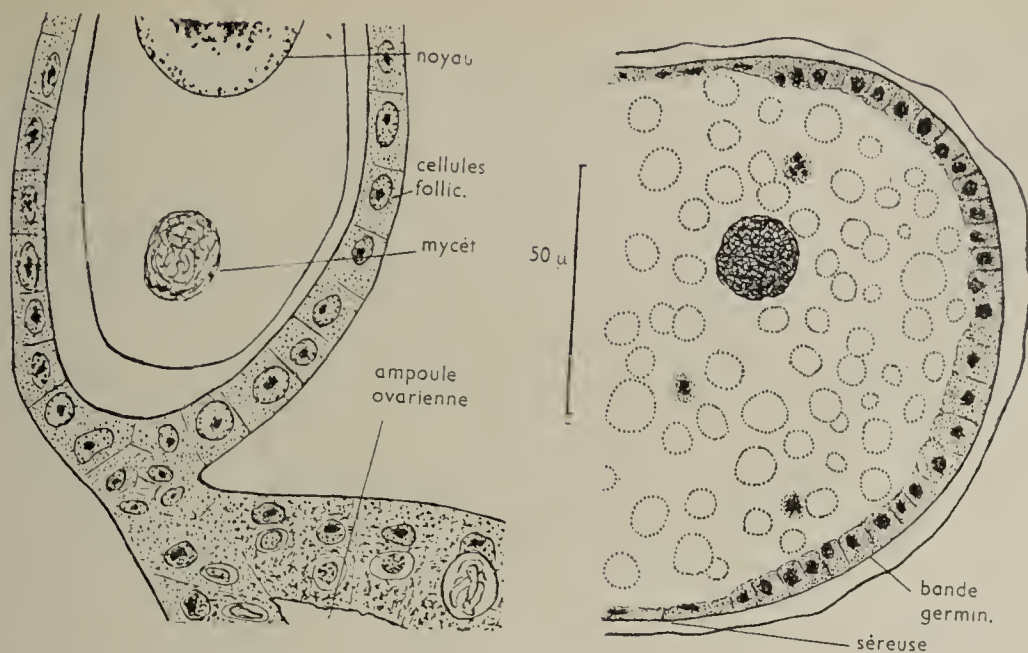


Fig. 1. a) Oeuf au moment de la vitellogénèse. Le mycétome est déjà au pôle postérieur; b) Coupe transversale du pôle postérieur de l'oeuf au stade de la bandelette germinative.

Dès le début de la vitellogénèse, on observe au pôle postérieur de l'œuf une masse sphérique dont le diamètre est voisin de 20μ . Dans le cas d'une coloration au Feulgen-vert lumière, cette sphère paraît constituée par des filaments mycéliens très fins, légèrement colorés par la fuchsine basique. Ceux-ci sont très serrés et il est difficile d'en distinguer l'organisation même avec l'aide des plus forts grossissements des microscopes optiques. Une coloration à l'aide de la méthode de Gram-Weigert leur donne une teinte bleu-violet assez nette.

En outre quelques noyaux arrondis (deux à quatre suivant les individus) se trouvent tout autour de cette sphère mycélienne. Nous n'avons pas vu la pénétration de ce mycétome dans le vitellus. Il faut cependant remarquer que ce sont les œufs qui atteignent la base des ovarioles, et qui à ce moment commencent leur vitellogénèse, qui ont un mycétome; l'œuf se trouvant en seconde position n'en a pas. D'autre part chacune des ovarioles, au moment où elle débouche dans l'utérus, forme une brusque hernie rappelant beaucoup les ampoules ovariennes décrites par Ries (1931) chez *Pediculus capitis*.

Des dissections de jeunes femelles dans le liquide de Ringer montrent que ces ampoules sont, sur le vivant, colorées en rouge vif. Une étude sur coupes permet de voir que leur paroi est composée de cellules cylindriques qui présentent une grande vacuole sous laquelle on observe des filaments mycéliens.

Lorsque le mycétome a pénétré dans l'œuf, il reste près du pôle postérieur tandis que s'effectuent les nombreuses divisions cellulaires qui donneront le blastoderme puis la bandelette germinative et la séreuse. Cependant dès que s'amorce l'invagination de l'embryon lors de l'anatrepsis, le mycétome chassé par l'extrémité de la bandelette germinative passe au pôle antérieur. Il conserve cette position pendant toute la diapause tandis que l'embryon s'allonge beaucoup et forme dans la moitié antérieure de l'œuf un ruban qui décrit plusieurs boucles. Nous avons pu observer à plusieurs reprises à partir de ce stade un mycétome représenté, non pas par une, mais parfois par deux, et même exceptionnellement par trois, sphères de diamètres inégaux. Il ne nous a pas été possible de trouver une explication à ce phénomène.

A la fin de la diapause, lorsque l'embryon reprend la place qu'il occupait pendant la formation de la bandelette germinative (catatrepsis), la sphère du mycétome suit, mais avec un certain retard, le mouvement vers le bas. Il s'arrête un peu avant d'avoir atteint la partie médiane de l'œuf se trouvant ainsi à peu près à la hauteur de la 2^{ème} paire de pattes. Durant tout le processus de la fermeture dorsale le mycétome con-

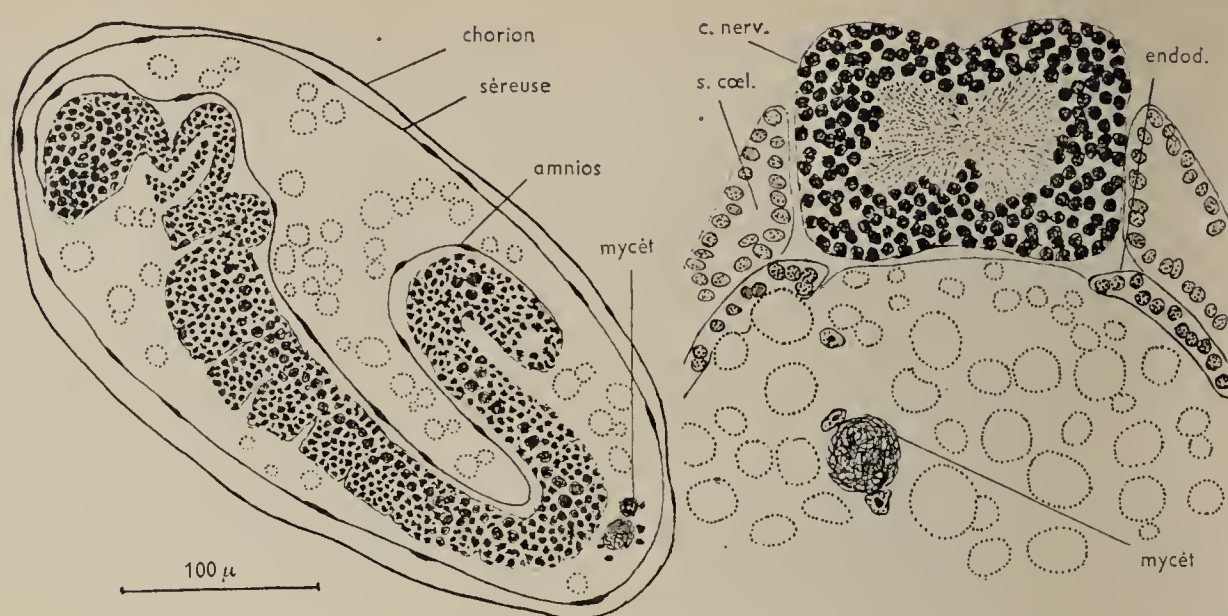


Fig. 2. a) Coupe sagittale légèrement latérale d'un embryon en diapause. Le mycétome est au pôle antérieur; b) Coupe transversale d'embryon au stade de fermeture.

servera cette position. L'aire vitelline diminue de plus en plus tandis que se creusent les invaginations de stomodeum et du proctodeum. Le mycétome se rapproche alors de la face ventrale de ce qui devient le mesenteron. Il perd alors peu à peu sa forme sphérique et lorsqu'il touche à la paroi il est limité par un ensemble de surfaces concaves cependant que les noyaux des cellules qui l'accompagnent deviennent de plus en plus petits. C'est le moment où l'œuf va être pondu.

Lorsque du matériel frais récolté au cours de l'été 1960 nous le permettra nous comptons suivre la migration de ce mycétome depuis la paroi du mesenteron de la larve du 1^{er} stade, jusqu'à l'ovaire de la jeune femelle adulte et fermer ainsi le cycle de son évolution. Cependant dès à présent, il est possible de faire les remarques suivantes:

Caudothrips buffai Karny est un mycophage et nous avons trouvé chez lui des symbiontes. Nous avons étudié au cours de travaux antérieurs (1955, 1956) des œufs des espèces suivantes *Heliothrips haemorrhoidalis* Bouche, *Taeniothrips simplex* Morrison, *Taeniothrips inconsequens* Uzel, *Haplothrips tritici* Kurdj, *Limothrips denticornis* Haliday, *Sericothrips staphilinus* var. *bicornis* Karny. Nous n'avons jamais trouvé de mycétome dans les œufs de ces espèces. Il est vrai que ce ne sont pas des mycophages mais des videurs de cellules des végétaux supérieurs. Nous n'avons malheureusement pas encore pu trouver en nombre des œufs d'autres mycophages pour mieux étayer notre hypothèse mais le parallélisme avec les Cicadidae paraît dès maintenant intéressant. En effet, à peu près tous les Cicadidae ont des symbiontes sauf la plupart des Typhlocibidae or ceux-ci sont presque tous des videurs de cellules alors que les autres sont suceurs de sève.

Ceci est un argument de plus en faveur de la thèse des auteurs qui soutiennent que les symbiontes ont un grand rôle dans la digestion et que leur présence ou leur absence sont donc conditionnées par le régime de l'hôte.

Buchner (1953) dans son magistral ouvrage sur les symbiontes classe ceux-ci en fonction du régime des hôtes. Il nous est difficile de trouver dans cette classification une place à *Caudothrips buffai* Karny. Cependant le cycle de son mycétome paraît être assez semblable à celui décrit par E. Ries 1931 pour *Pediculus capitis*. Ceci n'a rien de surprenant puisque les deux espèces, appartiennent à des ordres (anoploures et thysanoptères) qui, étant phyllogéniquement voisins, ont de ce fait une embryogénèse tout à fait analogue. Ce qui n'implique pas cependant qu'il y ait une quelconque ressemblance dans la nature de ces mycétomes.

NEW FINDINGS IN THE DEVELOPMENT OF THE SPERMATOPHORE OF *MELOLONTHA MELOLONTHA* L.

VLADIMÍR LANDA

Czechoslovak Academy of Sciences, Institute of Entomology

Since 1955 the work of Entomological Institute in Prague has been concentrated mainly on the dynamics of populations of insects in the field. In connection with this problem, the fertility of insects has been studied. The development and function of the reproductive organs were studied mainly in *Melolontha melolontha* L.

The results (the spermatogenesis, the development of reproductive organs in imago, and the development and function of the spermatophore) were published in the author's papers in 1959, 1960.

In this paper I shall add some new data concerning the spermatophore in *Melolontha melolontha* L.

The spermatophore in cockchafer is formed in copulatory sac of the male which is inserted into the bursa copulatrix of the female. It originates by the simple mixing of the contents of the genital duct and three components from the accessory glands (hyaline substance staining green, granular substance staining red and basophil drops staining blue-violet — on treating with Masson's trichrome). After about three hours of copulation the spermatophore is encased in a protein membrane and deposited in the bursa copulatrix.

The components forming the spermatophore are at first distributed quite proportionately, without any set plan and during copulation and following the deposition of the spermatophore in the bursa copulatrix characteristic changes take place. The secretion of the accessory glands is then differentiated into islands of hyaline and granular substances. The spermatozoa are activated, separate from the bundles and form clusters. They break down the hyaline substance and metabolize it. The entire course of development was studied on sections.

The entire course of the development of the spermatophore was also observed in artificial spermatophores. Artificial spermatophore was prepared as follows: The contents of a dissected male genital duct and accessory glands were mixed on a slide in the ratio of 1:2 which corresponds to the ratio in natural conditions. The drop is mixed and covered with a cover-slip. The edges of the cover-slip are smeared with vaseline. The mount can be examined with a phase contrast microscope.

When the artificial spermatophore is prepared all components are distributed proportionately, but after 30 min. the differentiation of the components of the accessory glands begins. One to 2 hours later the individual spermatozoa are activated and they move about in the hyaline substance. After 2—3 hours the spermatozoa are completely activated and concentrated in large clusters. From 6 to 24 hours the hyaline substance gradually decreases. After 24 hours, when the hyaline substance is used up the movement of spermatozoa ceases.

There may be slight deviations in the timing but, even in repeated experiment, the course of events is constant. An interesting point was that the reactions were more pronounced and quicker in experiments on beetles that were dissected soon after emerging from the soil. As controls similar mounts were separately prepared of the content of the accessory glands and the ejaculatory duct. Both mounts remained unchanged during the experiment.

Artificial spermatophore makes it possible to follow the development of spermatophore in a very simple manner. It also establishes the fact that all reactions leading to the differentiation of the components and to the activation of spermatozoa are not

induced either by the influence of the ejaculatory duct (in the course of the copulation) or by the bursa copulatrix (after the deposition of the spermatophore in the bursa) but by a simple mixing of the secretion of the accessory glands and the content of genital duct.

It was shown by means of plexiglass chambers that the activation of spermatozoa and the whole spermatophore process may take place in a nitrogen atmosphere under completely anaerobic conditions. This proves that the activation of spermatozoa in the spermatophore is not induced by oxygen. The activation is caused by the hyaline component of accessory glands (or by a substance which forms as a result of mutual effect of the spermatophore components). The hyaline component presents a nutritive substance for the spermatozoa.

The movement of the spermatozoa from the spermatophore into the receptaculum seminis was studied in detail. The spermatozoa leave the spermatophore actively. They are not expelled by the pressure of the bursa copulatrix. The first spermatozoa appear in the receptaculum seminis $2\frac{1}{2}$ hrs. after the termination of copulation. The receptaculum seminis is filled completely by first copulation. The number of spermatozoa is sufficient for the first feeding period as well as for the second and third one. Spermatozooids of further spermatophores are only transmitted into the receptaculum seminis to a small extent and generally not at all. They remain in the spermatophore and they are digested together with the spermatophore in the bursa copulatrix.

The female accessory gland plays an important role in the transmission of spermatozoa. The secretion supplies the nutrition to the spermatozoa in the receptaculum seminis. The gland fills during the last phase of life of the beetle in the soil and after the emergence it is quite full. It empties immediately after copulation. The secretion of the accessory gland fills the receptaculum seminis immediately after copulation and penetrates even into genital tract—into the vagina, the bursa copulatrix and perhaps into the spermatophore itself. It causes the concentration to fall which then becomes the determining factor in guiding the spermatozoa into the receptaculum seminis. This theory is in good agreement with the findings on the second and following copulations in which only a small portion of spermatozoa or no spermatozoa are transmitted from the spermatophore. It is connected with the fact that the accessory gland in the female does not fill any more during the life-span of the beetle (the secretion which is formed is consumed immediately by the spermatozoa in the receptaculum seminis), therefore it cannot give rise to a corresponding gradient of concentration between the receptaculum seminis and the bursa copulatrix.

The importance of the secretion of the accessory gland for the movement of spermatozoa was demonstrated experimentally. A glass tube was distended into a 2 cm long capillary. The secretion of the female accessory gland was sucked into the capillary. An artificial spermatophore was formed on the edge of the secretion in the more extended part of the tube. Six hours later a quantity of spermatozoa was found in the capillary.

The observations both in the course of copulation and of this experiment with artificial spermatophore show that the movement of the spermatozoa into the receptaculum seminis is due to chemotaxis.

The protein membrane protects the course of the reactions in the spermatophore until the time of the departure of the spermatozoa. After 12 hrs. the membrane is destroyed. Empty spermatophore or those of subsequent copulations containing spermatozoa are digested within five days. Thus the females obtain nutritive material which they use for the development of eggs. In fact, during 24 hours after the copulation the ovaria are subject to a very rapid development.

The second and further spermatophores have no importance for the transmission of spermatozoa. Dissections performed to examine the state of the female during the feeding period showed that the development of the ovaries and the fat body was more favourable when a number of spermatophores were present in the bursa copulatrix. I think that the nutritive function of spermatophores is very important in the study of fertility of insects.

The study of the development and function of reproductive organs of beetles and other insects is continued in the Entomological Institute in Prague. At present it is concentrated on the relations between the fat body and reproductive organs and on factors influencing their development.

LITERATURE

LANDA, V., 1959: The development and function of the male reproductive organs of *Melolontha melolontha* L. Acta soc. ent. Čechoslov., 56: 313—331. — LANDA, V., 1960: Origin, development and function of spermatophore in the cockchafer (*Melolontha melolontha* L.). Acta soc. ent. Čechoslov., 57. — LANDA, V., 1960: The development of reproductive organs of the cockchafer (*Melolontha melolontha* L.) in relation to the fat body. Zool. listy, 9.

DISCUSSION

O. W. RICHARDS: Is the membrane covering the cavity of the bursa copulatrix chitinous?

V. LANDA: Yes, it is. It is of cuticular character. It is very thick, composed of many thin layers. In sections even transversal rays are evident. It has, no doubt, fine pores through which secretion and digested spermatophore penetrates. This fact is shown also by preliminary observations with electron microscope.

O. W. RICHARDS: Are the secretory cells immediately under the cuticle of bursa copulatrix?

V. LANDA: Yes, they form a continuous layer immediately under the cuticle. They have very active nuclei and their cytoplasm suggests an evident secretion.

L'EMBRYONISATION DU DÉVELOPPEMENT CHEZ DERMANYSSUS GALLINAE (Redi)

(Redi, 1674; *Acarus gallinae* de Geer, 1778; *Dermanyssus gallinae* Dügès, 1834)

SŁAWOMIR KOZŁOWSKI

Laboratoire d'Acarologie du Détachement de la Parasitologie Médicale de l'Institut National de l'Hygiène — Varsovie

Le terme « l'embryonisation du développement » fut employé pour la première fois par A. A. Zachvatkin (1952—1953), œuvres posth.). L'acarologue soviétique désigne par ces mots la tendance évolutive des *Arthropoda* à retenir leurs larves dans les vois génitales de la femelle même à l'époque où les formes enfantines des espèces voisines menent déjà leur vie indépendante. Il y a du reste trois variations de ce phénomène, à savoir: 1° — chez beaucoup d'espèces l'œuf se développe dans le corps de la mère jusqu'à l'heure de l'éclosion de la larve qui sorte des coquilles dans le milieu extérieur mais presque au moment de la ponte — et c'est le cas d'une viviparité prétendue, 2° — l'embryophore est mis à jour avec une larve là-dedans, mais la première mue se passe à l'intérieur de l'embryophore et des coquilles sorte une proto-

nymphes, 3^o — l'éclosion peut avoir lieu avant la sortie d'embryophore des oviducts, ce qui donne le phénomène d'une viviparité proprement dit, et celle-ci est suivant le degré du développement une larviparité ou bien une nymphoparité.

L'embryonisation du développement a lieu chez presque toutes les familles des Gamasides parasites; le plus souvent c'est le cas décrit plus haut numéro deux et la larve, « même si elle quitte la coquille de l'œuf, présente toujours une étape ontogénétique de très courte durée et ne s'alimente qu'à la dépense du vitellum » (A.B. Lange, 1955). D'après les auteurs soviétiques l'exception de cette règle ne font que les *Dermanyssidae*, chez lesquelles on observe une stricte ovoparité. Or, j'ai eu l'occasion de voir un fait tout contraire.

Les *Dermanyssidae*, comme on le sait, logent volontiers dans les nids des oiseaux; après la destruction de cet abri les mites en centaines d'exemplaires pèlerinent pour chercher la nourriture et une nouvelle cachette. C'est justement une telle translocation de *Dermanyssus gallinae* (Redi) que j'ai pu observer quand, au cours d'une remonte des magasins, on a chassé les pigeons urbains des gorges extérieurs des ventilateurs à l'Institut National de l'Hygiène à Varsovie. Le récolte des Acariens nous a fourni plus de cinq cent exemplaires.

Cent préparations microscopiques faites, j'ai pu constater que quelques femelles étaient gravides et que parmi eux une seule portait dans son corps 1^o — les coquilles d'un œuf, 2^o — la mue d'une larve, déjà vide, 3^o — une protonympe. Cette dernière fût évidemment tuée juste au moment où elle sortait de sa mue, car deux de ses pattes ambulatoires sont restées encore enveloppées dans la chitine larvaire.

Il convient d'ajouter que l'embryonisation du développement doit être sans doute quelque chose d'extraordinaire chez *Dermanyssus gallinae* (Redi), car dans mes collections elle a eu lieu seulement chez 1% des femelles, et Ziemska (USSR) ne l'a point aperçu chez les mites cultivées au laboratoire. On peut juger que dans les conditions favorables *D. gallinae* (Redi) pond simplement les œufs et que l'éclosion parcourt alors dans le milieu extérieur, comme l'a décrit Ziemska (1951 a). Mais ce qui est intéressant, c'est le rôle des facteurs défavorables, d'un jeune prolongé, du froid etc. dans le déclenchement des processus coupables d'une si grave retard de la ponte de l'embryophore déjà mûr. Le mécanisme de la sortie d'une protonympe des voies génitales de femelle reste aussi une énigme; la mère devrait-elle mourir d'avance? Sa face ventrale montre un déplacement des plaques chitineuses et l'épigynum est fortement strié vers son bord postérieur, mais aucune fente ne s'est pas jusque alors ouvert. Du reste l'issue est assez étroite pour que la sortie passive d'une protonympe au pattes dépliées pose des difficultés peut-être insurmontables. Mais le fait comme tel reste incontestable: dans les conditions naturelles quoique plausibles l'embryonisation du développement chez *Dermanyssus gallinae* (Redi) tout au moins une seule fois a eu lieu.

DISKUSSION

R. LEGENDRE: J'aimerais demander à Mr Kozłowski si ses homologues sont basés sur des observations embryologiques et sur des observations de la musculature et de son innervation?

KOZŁOWSKI: Die Muskulatur habe ich nicht untersucht, aber an der Base des Trochantern ist eine Öffnung in der Region zwischen Präoesophagus und Oesophagus.

LE PROBLÈME DE LA TAGMISATION DES GAMASIDES (Parasitiformes, Acarina)

SLAWOMIR KOZŁOWSKI

Laboratoire d'Acarologie du Détachement de la Parasitologie Médicale de l'Institut National de l'Hygiène — Varsovie

Les *Gamasides* appartiennent au sous-ordre des *Parasitiformes*. La tagmisation de ces derniers pose des questions difficiles à résoudre. D'après la terminologie de Reuter les noms de toutes les tagmes se terminent en « -soma ». La première de ces tagmes est appelée « gnathosoma », mais beaucoup d'acarologues désignent par ce mot l'appareil buccal tout seul, c.-à-d. le *rostrum* (André) ou le *capitulum* (P. Schulze) et Grandjean leur reproche cette inexactitude. Quant à moi — je veux parler des processus à cause desquels le véritable gnathosoma se découpe nettement des autres parties du corps.

Gnathosoma des *Gamasides* est composée d'un lobe prébuccal (acron), du segment des chélicères et du segment des pattes-mâchoires. Chez quelques familles des *Gamasides* et des *Uropodina* à ce bloc est rangé aussi le segment de la première paire des pattes ambulatoires. Le processus d'accumulation de cette paire est très visible p. ex. chez les *Macrocheles*, les *Rhodacarus* etc., c.-à-d. chez les acarins se distinguent des autres par l'absence de l'appareil prétarsal (d'ambulacre et des griffes) sur la 1^{re} paire des appendices locomoteurs.

L'intégration de la 1^{re} paire de ces appendices au bloc gnathosomatique se manifeste chez les mites des genres *Macrocheles* et *Veigaia* avant tout par une particularité d'attachement de leurs coxae au téguments. Contrairement à l'attachement des articles basales des autres paires, la position des coxae-1 conditionne le dirigement de la 1^{re} paire des pattes-ambulatoires parallèlement à l'axe du corps, c.-à-d. parallèlement à la ligne d'érection des pédipalpes et des chélicères. Les sousdits articles basales sont du reste bâtis sur un plan tout-à-fait spécial, car leur section transversale ne ressemble plus à une ellipse, mais au triangle, dont un des sommets est dirigé vers le centre du corps. Si les coxae postérieures rappellent des cuvettes, les coxae antérieures, donc les articles basales des pattes-mâchoires et des appendices locomoteurs-1, ont au contraire la forme plutôt d'un cylindre et d'une prisme, posées obliquement sur leurs bases.

L'analyse des deux extrémités des appendices pédipalpales et locomoteurs-1 nous apporte la conviction que la formation de ces deux paires de pattes est soumise à la même loi architectonique, nettement opposée au canon génétique des autres paires. Du reste le gnathosoma n'est point un terme vide, dépourvu du sens embryologique. Chez toutes les *Chelicerata* le bloc antérieur, composé d'acron et de quatre segments postbuccaux, se développe d'une propre zone de prolifération et chez les *Aranea Tetraneumonae* on peut observer au cours du développement de l'embryon le détachement d'un macrosomite vraiment gnathosomatique. Il ne s'agit donc que d'une théorie de cette tagmisation si particulière.

La gnathominisation du corps peut être conçue comme une céphalisation presque entièrement inhibée par la tendance d'abdominiser le corps. Pour le prouver il nous faut prendre comme le point de départ la tagmisation des *Polychaeta Sedentaria*, car c'est ici que pour la première fois nous pouvons parler d'une céphalisation au sens strict du mot. Elle s'accomplit par la production de la tête, bâtie de quelques segments. Cette tendance est assez connue pour que je puisse me dispenser d'une description plus détaillée. Son centre est situé dans la région péribuccal et sa valeur philogénétique consiste en cela que l'intégration des ganglions pré- et postbuccaux forme en fin un cerveau céphalique, siège de la fonction nerveuse supérieure. Mais je voudrais souligner ici que même chez les *Annelida* la céphalisation est toujours accompagnée d'une tendance tout-à-fait antagoniste, partante de la région périanale. L'anus est à mon avis

un centre architectogénique lui aussi et il préside à la formation d'une tagme viscérale, pourvue chez les *Arthropoda* d'un neurocentre dans le VI^{me} segment. C'est cette tendance à bâtir l'abdomen et le cerveau viscéral que j'appelle l'abdominisation.

Chez les *Articulata* supérieures la céphalisation et l'abdominisation sont beaucoup plus nettes. Il y a là le découppement des segments modifiés à ne plus les reconnaître. Ce n'est pas lieu de dévoiler ici le jeu de ces deux tendances évolutives dans toute son étendue. Il doit nous suffire une remarque tout à fait générale qu'on peut distinguer parmi ces animaux onze effets cardinaux de la sousdite transformation. Cette façon de voir les choses nous permet de comprendre les traits principaux de la tagmisation des *Gamasides*. Énumérons les. Ce sont: a) la transformation des appendices, b) la modification de la ségmentation, c) la formation du rostre et le remplacement de l'orifice buccal.

A) La transformation des appendices gnathosomatiques

L'ancien plan architectonique des pedipalpi étant tout à fait effacé, il faut chercher ses traces sur d'autres appendices, dont nous pouvons songer qu'ils ont subi des modifications comparables mais moins avancées. Or, nous avons déjà aperçu l'analogie de l'histoire des pattes-mâchoires et des pattes locomoteurs-1. Les unes comme les autres perdent leurs appareils prétrasales (voir les genres *Macrocheles*, *Rhodacarus* etc.) et on peut même entreprendre l'étude comparée de cette réduction, car j'ai pu observer que chez *Anrolaelaps sardous* Berl. p. ex. les tarsi-1 sont encore armés des ambulacres, tandis que les griffes font déjà défaut. En même temps les coxae de la 1^{re} paire subissent des transformations à la fois topographiques et morphologiques, et voilà les articles basales des pattes ambulatoires-1 qui prennent chez *Androlaelaps sardous* Berl. une forme toute neuve: elles portent sur leurs faces latéro-ventrales des bosses qu'on peut homologiser avec le soi-disant *coxopodit* des pattes-mâchoires des Parasitiformes et plus loin avec les lobes maxillaires des Araignées. En général il faut dire que les appendices protérosomatiques (y compris les pattes locomoteurs-1) sont, peu-à-peu, transformées en des appendices buccaux et tactiles mais innervées toujours par les ganglions sous-oesophagiens. Voilà l'explication des analogies, visibles p. ex. dans la situation des régions heterochaetotactiles sur les pattes-mâchoires et locomoteurs-1, c.-à-d. entre les appareils décrits par Neumann et Haarløv sur les tarsi-1 des *Gamasides* et par moi-même sur leurs pédipalpes. Il faut y joindre le problème du détachement de l'apex de ces deux paires d'appendices, donc la question de la formation de ce que j'ai nommé le métatarse.

B) La modification de la ségmentation des régions antérieures du corps

Un coup d'œil en haut sur le rostre posé obliquement sur sa base et l'analyse de sa section transversale peut nous indiquer la direction du détour des vecteurs, selon lesquels se sont déplacés les segments du gnathosoma. Chez les *Macrocheles*, les *Veigaia*, *Pergamasus*, *Pachylaelaps* etc. les traces des limites ségmentaires sont marquées assez nettement. Faute du temps et de la place je vais seulement citer les résultats d'un examen d'ailleurs très détaillé. Le segment des pattes ambulatoires-1 entoure en croisant le métamère des pédipalpes et celui-ci fait de même avec le segment des chélicères. Ce dernier, dépouillé des téguments, ne réserve que le sternite, décrit par Snodgrass sous le nom de plaquette souchélicérienne. De là prennent leur origine ce que Snodgrass a nommé l'épistome et en outre ce que Camin appelle hypopharyngeals styli. L'acron a disparu entièrement et à mon avis le tectum (l'épistome de Börner n'a aucune relation avec lui. Chez les adultes je n'ai pas pu découvrir aucunes traces du lobe prébuccal, il doit être sans doute fourré entre le segment des chélicères et le tectum. D'autre part l'influence du centre péri-buccal et d'acron avant tout se manifeste par la

résistance de la tranche préchelicérienne contre la pression des segments ultérieurs; cette résistance détermine la position des chélicères, lesquelles ne se sont pas éloignées de l'orifice de l'atrium, comme on le voit chez les autres *Arachnides*.

C) La formation du rostre et le déplacement de la buche

L'orifice buccal chez les *Gamasides* ne correspond pas à la buche. Le rostre est formé d'un tube, composé des coxae des pattes-mâchoires, soudées sur leur face ventrale à l'aide de la gouttière hypostomatique et sur la face dorsale par le tectum. Or, l'étude de la structure des coxae de la 1^{re} paire des pattes locomoteuses et de la face dorsale de leur métamère nous enseigne que le tectum doit être sans doute formé du tergite du segment des pattes-mâchoires. J'ai pu aussi désigner nettement les limites d'épipharynx, d'atrium, de la cavité buccal, du prépharynx et du pharynx chez les *Veigaia* et en vertu de cette analyse je me songe être en droit de dire que la buche de ces animaux a changé de place. Les restes de l'architecture déjà disparue se sont conservés chez toutes les mites examinées sous forme de la gouttière hypopharyngiale (l'ancienne lèvre supérieure), et du soi-disant « tritosternum » (la lèvre inférieure). Les preuves en faveur de cette hypothèse sont multiples mais trop compliquées pour les reproduire ici. Je me borne à indiquer qu'à mon avis le tritosternum des *Gamasides* est à vrai dire un homologue du deutosternum des autres *Arachnides* et qu'on peut voir des traces morphologiques de son ancienne fonction — à savoir le median channel. Le déplacement de l'orifice buccal vers la face dorsal des pattes-mâchoires, c.-à-d. le plus près possible d'acron, distinguent les Parasitiformes parmi les autres *Arachnides*. C'est justement l'effet d'une véritable céphalisation de l'animal dont le corps est en outre soumis presque totalement à l'abdominisation.

THE POSTEMBRYONIC DEVELOPMENT OF THE FEMALE REPRODUCTIVE SYSTEM IN LIMOTHRIPS *CEREALUM* HALIDAY (Thysanoptera: Thripidae)

R. G. DAVIES

Department of Zoology, Imperial College, London

This investigation, a full account of which will be published elsewhere (Proc. zool. Soc. Lond., 1961), is the first reasonably complete study of the development of the ovipositor and female reproductive system of a Terebrantian Thysanopteran. It is based on serial sections of eighteen successive stages in the life-cycle, extending from the early second-instar larva through the prepupa and pupa to the mature adult. The results may be summarised under three main headings: (1) Ovaries and lateral oviducts; (2) Ectodermal efferent duct system; and (3) Ovipositor.

(1) Ovaries and lateral oviducts: In the early second-instar larva the paired ovary rudiments are small pyriform bodies lying in the fifth abdominal segment. Each consists of about 60—100 uniformly sized oogonia arranged irregularly within a thin epithelial sheath. During the prepupa the ovaries enlarge slightly and the posterior oogonia increase in size to become primary oocytes, while small prefollicular nuclei appear among the germ-cells. In the young pupa each ovary rudiment splits longitudinally from the front backwards into four ovarioles, the prefollicular tissue having given rise to follicle cells grouped around the older, serially arranged oocytes. Thereafter there is little

change until the oocytes mature through yolk-deposition in the young adult. Each lateral oviduct is at first a solid strand of cells running back from the ovary and ending in a simple attachment to the epidermis of the seventh abdominal sternum. The posterior end acquires a pear-shaped genital ampulla by the early prepupa and this later fuses with the anterior end of the common oviduct rudiment. The thin strand-like rudiments hardly grow until the late pupa, when they contract in length, increase in diameter, and finally develop a lumen in the pharate adult. Further distension and shortening occur as the adult matures.

(2) Ectodermal efferent duct system: At first the epidermis of the seventh, eighth and ninth sterna shows no sign of genital discs. More or less confluent areas of epidermal thickening develop through hyperplasia in the late second-instar larva and a small ingrowth of tissue near the back of the eighth sternum marks the first rudiment of the spermatheca. By the early prepupa there is also a small invagination behind the seventh sternum, which will form the common oviduct, and another on the ninth sternum destined to give rise to the accessory gland. These grow and during the pupa the vagina develops from a median longitudinal groove on the eighth sternum, the lips of which meet ventrally and fuse. The common oviduct rudiment opens posteriorly into the developing vagina and both grow forwards. Meanwhile the accessory gland rudiment differentiates into a large vesicle and a relatively long duct, but the epithelium formed from its wall becomes secretory only in the adult. The wall of the common oviduct and vagina is reduced to a thin epithelium in the late pupa and early adult, its lumen expanding transversely into a flattened tube.

(3) Ovipositor: In the late second-instar larva the anterior valves develop on the eighth sternum as a pair of buds flanking the spermathecal rudiment, and the posterior pair also arise as similar buds on each side of the accessory gland rudiment. They grow in length during the prepupa and when the vagina forms in the pupa the lateral remnants of the eighth sternum go to form the large first gonocoxae of the adult. The future gonangulum becomes apparent as a thickened strip of epidermis in the lateral body-wall of the ninth segment during the prepupa, and the ninth and tenth segments become infolded along the mid-ventral line to accommodate the valves. Some of the ovipositor muscles are histologically unchanged larval muscles of the eighth abdominal segment which alter their positions as the anterior growth of the vagina leads to the retraction of the median part of the eighth sternum. Other ovipositor muscles arise in the ninth segment during the prepupa and pupa, being formed from groups of myoblasts which grow and differentiate during this period.

A comparison of the development of the reproductive system of *Limothrips* with that of less specialised Exopterygote insects shows that the two are morphologically very similar. The time-relations, however, are very different: morphogenesis is greatly delayed in the *Thysanoptera*, and the changes which occur during their prepupa and pupa are together very similar to those which in Endopterygote insects are restricted to the pupal instar.

DISCUSSION

L. T. STANNARD: The *Thysanoptera* includes a genus *Franklinothrips* which purportedly has only one pupal stage paralleling exactly the condition in most true *Holomctabola*.

R. G. DAVIES: I believe there are also some genera with 3 pupa-like stages. The parallelism between *Thysanoptera* and *Endopterygota* is evidently subject to minor variations within the order and suggests how a single pupal instar might have become stabilized as the general *Endopterygote* condition.

BEOBSACHTUNGEN ÜBER DIAPAUSEN IN DER ENTWICKLUNG DER EPHEMEROPTEREN.

GERTRUD PLESKOT, Wien

In den letzten Jahren richtete sich die Aufmerksamkeit der Physiologen und Ökologen immer mehr auf das Phänomen der Entwicklungsunterbrechungen (Diapause, Quieszenz), die ein erstaunlich plastisches und wirkungsvolles Mittel darstellen, den Jahresgang der Entwicklung einer Art an wechselnde Umweltbedingungen anzupassen.

Die meisten Untersuchungen sind an wirtschaftlich wichtigen Insekten, meist des terrestrischen Lebensraumes, angestellt worden. Bei meinen limnologischen Untersuchungen gewann ich ein größeres Material von Daten über aquatische Insekten, insbesondere Ephemeropteren, das ich hier vorlegen möchte.

Viele Ephemeropteren haben einen eindeutig einjährigen, univoltinen Entwicklungsgang. Unter diesen ist *Ephemerella* seit langem dafür bekannt, daß sie drei Viertel des Jahres im Eistadium verharret. Ähnliches konnte ich für *Habrophlebia lauta* und (mit Überwinterung im juvenilen Larvenstadium) für *Chitonophora krieghoffi* feststellen (Pleskot 1958 und 1961). Diese Arten seien als „temporäre Arten“ zusammengefaßt.

Andere univoltine Ephemeropterenarten sind außerhalb der Flugperiode als größere Larven mit mehr oder weniger ausgebildeten Flügelscheiden — solche Larven möchte ich hier als junge, halbwüchsige und erwachsene Nymphen von den flügelscheidenlosen Larven (i. e. S.) unterscheiden — im Wasser zu finden, so *Ecdyonurus*, *Epeorus* und *Rhithrogena* (Illies 1952), *Caenis* (Moon 1939), *Ephemerella*, *Torleya* und *Habroleptoides* (Pleskot 1953 und 1958) (perennierende Arten).

Man glaubte zunächst, hier ein bitemporäres Wachstum der Larven vor sich zu haben, das bei der Unterschreitung einer bestimmten Temperatur („Entwicklungsnullpunkt“) im Herbst eingestellt und bei Wiedererreichen derselben Temperatur im Frühjahr wieder aufgenommen wird.

Diese Deutung läßt sich aber nicht aufrechterhalten. Junge Nymphen treten bei allen diesen Arten schon im September auf, aber ihre Weiterentwicklung bis zum letzten Stadium vor der Metamorphose setzt z. B. bei *Habroleptoides* schon im Jänner, bei *Torleya* dagegen erst im Mai ein. Ein direkter Temperatureinfluß auf das Wachstum kann also nicht vorliegen. Dagegen ist die Erklärung durch Eintritt einer winterlichen Diapause im September naheliegend; diese würde dann zu den für die Art spezifischen Bedingungen (vermutlich ausgelöst durch die Änderung der Tageslänge) beendet.

Da die Tageslänge sich mit der sonstigen Klimelage parallel verändert, ist durch diesen Mechanismus garantiert, daß das Aufsteigen der Insekten aus dem Wasser hintangehalten wird, solange der Luftraum nicht die nötigen Bedingungen für die sehr kurzlebigen Imagines aufweist. Dies (und nicht ein Witterungsschutz für die Larven) ist eben hier der Sinn der Überwinterung unter Wasser.

Dafür aber ist jedes Stadium geeignet. Tatsächlich findet man bei den angeführten perennierenden Arten den ganzen Winter über neben den verschiedenen Nymphenstadien auch alle Größen von Larven, also faktisch alle Stadien mit Ausnahme des letzten, in welchem die Metamorphose zur Flugform vollendet wird. Das ständige Auftreten von neuen Larven während des Winters ist auf die Erscheinung der Schlüpfverzögerung zurückzuführen (die Larven eines Geleges schlüpfen nicht gleichzeitig, sondern oft über Monate hin nacheinander), die bei den Ephemeropteren die Regel zu sein scheint (Macan 1957, Illies 1952 und eigene Beobachtungen).

Gegenüber den „perennierenden“ Arten erscheinen die „temporären“ Arten nur graduell verschieden: Bei ihnen ist es nicht ein relativ spätes Stadium, das in eine winterliche Diapause verfällt, sondern die Unterbrechung tritt schon während der Eientwicklung (oder knapp nach ihrer Vollendung) ein.

Als Ei oder als juvenile Larve — die ich im folgenden Larvula nenne — überwintern auch die *Baetis*-Arten. Ein Diagramm der Jahresentwicklung von *B. bioculatus* z. B. scheint zunächst dem von *Habrophlebia* ganz zu entsprechen (s. Pleskot, 1958, Abb. 3 und 7). Bei genauerer Analyse¹ aber und beim Vergleich verschiedener *Baetis*-Arten ergeben sich bei dieser Gattung sehr interessante Verhältnisse in den Sommermonaten.

Bei *B. bioculatus* sind (im Vergleich mit *Habrophlebia*) zwei Umstände auffallend, die doch auf Unterschiede der beiden so ähnlich erscheinenden Entwicklungsgänge hindeuten: erstens das dauernde Vorhandensein großer Mengen von Larvulae während der ganzen Flugperiode von *bioculatus* gegenüber einem allmählichen Verschwinden der jüngeren Stadien bei *Habrophlebia*; zweitens ein Unterschied in der Größe der schlüpfreifen Nymphen und der Imagines von *bioculatus* in den verschiedenen Monaten: ein plötzliches Auftreten von besonders kleinen Tieren im Juli und ein allmähliches Anwachsen der Imagogröße in den folgenden Monaten.

Saisongebundene Unterschiede in der Größe der Imagines von *Baetis* sind seit längerer Zeit bekannt. Sie wurden als raschwüchsige (kleine) Sommergeneration und langsamwüchsige (große) Wintergeneration aufgefaßt, die verschiedene Größe also als Folge der verschiedenen Entwicklungsdauer und der für die beiden Generationen verschiedenen Wassertemperatur gedeutet: die großen Formen im Frühjahr seien das Ergebnis einer monatelangen Wachstumsperiode im winterlich kalten Wasser, die Formen im Hochsommer seien bei höherer Wassertemperatur wesentlich schneller herangewachsen und deshalb klein geblieben.

Das Auftreten von verschieden großen Imagines bei *bioculatus* kann auf diese Weise kaum erklärt werden. So wachsen beide Formen gleich rasch heran, nämlich im Laufe des Juni die einen, im Juli die anderen: denn die Überwinterung erfolgt ja bei *Baetis* nach dem „temporären“ Schema! Daß auch der (geringe) Temperaturunterschied zwischen Juni und Juli keine Rolle spielen kann, zeigt *rhodani*, die in der Schwechat bei Wien die kleinen Tiere erst im September entwickelt (nach einer Unterbrechung der Flugzeit im Sommer).

Damit ist ein direkter Einfluß der Wassertemperatur auf das Größenwachstum der Sommergeneration wohl eindeutig ausgeschaltet. Ob vielleicht die verschiedene Tageslänge die Bildung verschieden großer Saisonformen beeinflusst, wie es H. J. Müller (1947) für die Zikade *Euscelis plebejus* nachgewiesen hat, wäre noch zu untersuchen.

Daß es sich jedenfalls bei *Baetis* um eine im Sommer auftretende zweite Generation handelt, läßt sich durch den Vergleich von *bioculatus*, *subalpinus* und *rhodani* nachweisen (Pleskot 1958). Die von der Wintergeneration abgesetzten Eier treten offenbar zum Großteil nicht in eine Diapause ein, sondern entwickeln sich sofort zur Flugform weiter. Der Beginn der Sommergeneration scheint immer durch das plötzliche Auftreten sehr kleiner Imagines gekennzeichnet zu sein.

Es steht also bei *Baetis* einer heterodynamischen Wintergeneration großer Tiere eine meist diapauselose (homodynamische) Sommergeneration kleiner Tiere gegenüber. Die Eier oder Larvulae der Wintergeneration verharren viele Monate in Diapause. Die Größendifferenz der Imagines scheint, unabhängig von Außenbedingungen, an das verschiedene Diapauseverhalten gebunden zu sein.

Die Koppelung von Saisonform (Größe) und Diapauseverhalten wurde im Experiment für den Schmetterling *Arachnia levana* nachgewiesen (H. J. Müller 1955). Von *Bombyx mori* weiß man, daß die Einwirkung einer langen Photoperiode in den ersten

¹ Die folgende Ableitung wurde dadurch möglich, daß ich das aufgesammelte Material nicht nach Durchschnittslängen (Moon) oder nach den jeweils längsten Larven (Illies) oder nach Größenklassen (Macan, Harker) ordnete, sondern seine Aufgliederung nach Entwicklungsstadien versuchte. Dies erscheint besonders in Hinblick auf die Größenunterschiede der „Saisonformen“ (z. B. bei *Baetis*) unbedingt nötig!

Larventagen das Eintreten der Diapause verhindert; möglicherweise hängt bei *Baetis* das Ausbleiben der Diapause im Sommer damit zusammen, daß die von der Wintergeneration abgesetzten Gelege sich zur Zeit der größten Tageslänge zu entwickeln beginnen.

Jedenfalls ist eines aus den Daten klar ableitbar: Die Eier der Wintergeneration können zwar ihre Diapause für die Ausbildung von Sommertieren unterbrechen, aber dies ist nicht für alle Eier obligat. Im Gegenteil bleibt sogar die große Mehrzahl der Eier der Wintergeneration unentwickelt liegen und tritt in die winterliche Diapause ein (vergl. dazu Illies 1952).

Ob von der Möglichkeit, eine zusätzliche Sommergeneration zu entwickeln, überhaupt Gebrauch gemacht wird, scheint von den äußeren Umständen abzuhängen. So fand ich in einem 1100 m hoch gelegenen Kalkalpenbach (Rotmoosbach im Dürrnsteingebiet) von Mai bis Oktober bei *Baetis rhodani* ausschließlich 7—9 mm große erwachsene Nymphen, also offenbar ein völliges Fehlen der kleinen Sommergeneration. Der Bach liegt im Gebiet an der oberen Verbreitungsgrenze der Art, in den 200 m höher gelegenen Herrnalmbächen findet sich nur mehr *Baetis alpinus*.

Die Ausbildung einer zusätzlichen Sommergeneration ist also bei *Baetis* bloß fakultativ, sowohl für die Population im ganzen wie für die einzelne individuelle Linie.

Die Abwandlungsfähigkeit des Entwicklungsrhythmus von *Baetis* wird noch erhöht durch die Möglichkeit seiner sommerlichen Unterbrechung. Die Flugunterbrechung der *rhodani* des Schwechatflusses wurde schon erwähnt. Sie kommt dadurch zustande, daß die Gelege der Wintergeneration während der Sommermonate im Larvula-Stadium verharren und erst im September die fakultative „Sommer“-Generation bilden.

Es dürfte sich dabei ebenso um eine echte Diapause handeln wie bei der Überwinterung. Daß die Entwicklung der fakultativen Sommergeneration in manchen Fällen durch die Einschaltung einer Sommer-Diapause hinausgeschoben wird, dürfte mit den Temperaturverhältnissen des Wohngewässers zusammenhängen.

Für die Wasserinsekten ist eine physiologische Seite der Diapause von unmittelbarer ökologischer Bedeutung, die bei den Landinsekten sich nur indirekt auswirkt, nämlich die Umstellung des Atmungssystems: der Sauerstoffbedarf ist während der Diapause z. B. bei *Lucilia* oder *Melanoplus* auf ein Viertel bis ein Drittel herabgesetzt. Die Atmungsbedingungen aber sind gerade für die Wasserbewohner oft der begrenzende Faktor ihrer Existenzmöglichkeit; so z. B. bei starker sommerlicher Erwärmung.

Die Schwechat bei Wien ist ein sommerwarmer Fluß und zweifellos für die eher kälteliebende *rhodani* an der „unteren“ Verbreitungsgrenze. In kühleren Gewässern, wie in dem englischen Ford Wood Beck (Macan 1957) oder im Seebach bei Lunz (sommerkalter Kalkalpenbach) erstreckt sich dagegen die Flugzeit gleichmäßig über den ganzen Sommer, und die kleine Sommergeneration beginnt im Juli (wie bei *bioculatus* in der Schwechat).

Ähnlich liegen die Verhältnisse bei der etwas wärmeresistenteren *B. subalpinus*, die in der Schwechat und in der Traun unterhalb Gmunden eine nur angedeutete Flugunterbrechung im Juli zeigt, während in dem wesentlich wärmeren Ausrinnbach des Lunzer Untersees von Juni bis Mitte September ausschließlich Larvulae leben und eine sehr individuenarme Sommergeneration erst Ende September beobachtet wurde. In einem wesentlich kühleren Voralpenbach dagegen (Stockgrund bei Lunz) schließt die Sommergeneration auch dieser Art ohne Unterbrechung im Juli unmittelbar an die Wintergeneration an. Eine ganz extreme Sommerdiapause fand Moon bei *Leptophlebia* (Mai bis Oktober).

Zusammenfassend kann man also sagen, daß der Entwicklungsrhythmus von *Baetis* dem klassischen Beispiel von *Bombyx mori* gleicht: Überwinterung mittels Eidiapause (bei *Baetis* auch Larvulae); bezüglich Übersommerung verschiedene „Rassen“ (Popula-

tionen), entweder multivoltine mit einer heterodynamischen (größeren) und einer fakultativ homodynamischen (kleineren) Generation oder univoltine (heterodynamische).

Nach verschiedenen Beobachtungen an Ecdyonuriden, besonders über das Auftreten von geteilten Flugzeiten (Pleskot 1953) halte ich es für wahrscheinlich, daß dort ähnliche Verhältnisse herrschen. Auch Größenunterschiede von Imagines sind in dieser Familie bekannt.

Überblickt man alle mitgeteilten Befunde, so lassen sich drei verschiedene Formen der Entwicklungsunterbrechung bei Ephemeropteren feststellen: 1. eine obligate Diapause zur Überwinterung (entweder als Ei [Larvula] oder als Nymphe); 2. fakultativ eine homodynamische Sommergeneration durch vorzeitige Unterbrechung der Diapause der Wintereier; 3. eine fakultative Diapause zur Übersommerung (Ei oder Larvula der Sommergeneration).

Es sei zum Schluß noch bemerkt, daß die obigen Schilderungen das wirkliche Geschehen sehr vergrößert wiedergeben. Es wird dabei das durchschnittliche Geschehen erfaßt, dem tatsächlich nur gewisse Prozentsätze der Individuen folgen. Die individuelle Streuung erweist sich bei genauerem Zusehen als überraschend groß.

L I T E R A T U R

H. G. ANDREWARTHA 1952 (Biol. Rev. 25: 50—107). — J. ILLIES 1952 (Arch. Hydrob. 46: 424—612). — T. T. MACAN 1957 (Trans. Soc. Brit. Ent. 6: 143—166). — T. T. MACAN 1958 (V. I. V. L. XIII: 845—849). — H. P. MOON 1939 (Proc. Zool. Soc. Ldn. 108: 507—512). — H. J. MÜLLER 1947. — H. J. MÜLLER 1955 (Die Naturwissenschaften 42: 134). — E. T. NIELSEN 1958 (Proc. 10th Intern. Congr. Entom. 1956, 2: 563—565). — G. PLESKOT 1953 (Wetter und Leben 2: 179—183). — G. PLESKOT 1953 (Österr. Zool. Z. 4: 45—107). — G. PLESKOT 1958 (Wasser und Abwasser 4: 1—32). — G. PLESKOT 1961 (V. I. V. L. XIV, in Druck).

OBSERVATIONS ON THE LONGEVITY AND DISPERSAL OF ADULT LIMNEPHILIDAE (Trichoptera)

M. I. CRICHTON

Zoology Department, The University, Reading, Berkshire, England

For many years the mouth parts of adult *Trichoptera* have been described as reduced or vestigial, and it has been assumed that these insects live for only a short time. They have sometimes been thought to resemble adult Ephemeroptera in these respects. These beliefs have persisted despite the demonstration by Lucas (1893) that a limnephilid has a well developed proboscis, and by Döhler (1914) that specimens of another limnephilid could be kept alive in the laboratory for many weeks when provided with sugar solution.

I have recently described the structure and action of this sucking proboscis in *Phryganea striata* and shown that it is present and functional in 53 species of Trichoptera, representative of all thirteen families found in Great Britain (Crichton, 1957). Frings and Frings (1956) demonstrated in several species the presence of chemoreceptors on maxillary and labial palps and tarsi. It would thus appear that the adult caddis fly normally has the ability to take up water or nectar and so under suitable conditions may live for a number of weeks.

Over a period of several years I have collected caddis flies in a light trap set up beside a large pond in Berkshire, England. The total of about 117,000 represents 70 species. The main results of this study, concerning numbers, seasonal distribution and the effect of weather conditions are in the course of publication elsewhere (Crichton, 1960). I wish here to refer to further aspects of this work concerning the longevity and dispersal of caddis flies, with special reference to the family *Limnephilidae*.

Longevity

In the course of regular light trapping in the autumn of 1953, 1954 and 1955, most of the limnephilids captured during the night were marked with paint on a tibia and released the following evening at the site of the trap. It was observed that the majority flew strongly upwards and settled in the foliage of overhanging trees. As the trap was normally operated every third night they were liable to be recaptured at three-day intervals. Of 2,043 specimens, belonging to eleven species, thus marked and released 48 were recaptured (see table 1), a recovery rate of 2.3%.

Table 1.

Releases and recaptures of marked caddis flies at Millbarn Pond, September to November, 1953, 1954 and 1955

	Releases		Recaptures	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
<i>Limnephilus flavicornis</i> (F.)	193	55	10	1
<i>L. marmoratus</i> Curt.	1	—	—	—
<i>L. lunatus</i> Curt.	822	437	19	7
<i>L. sparsus</i> Curt.	9	—	—	—
<i>L. auricula</i> Curt.	10	3	—	—
<i>L. vittatus</i> (F.)	14	11	—	—
<i>Glyptotaelius pellucidus</i> (Retz.)	54	13	2	—
<i>Anabolia nervosa</i> (Curt.)	38	12	1	—
<i>Halesus radiatus</i> (Curt.)	4	2	—	—
<i>H. digitatus</i> (Schr.)	283	62	8	—
<i>Stenophylax permistus</i> McL.	14	6	—	—
	1442	601	40	8
	2043		48	

Further details of the 48 recaptures are given in table 2. While 28 were caught at the first opportunity, after two days of freedom, some of the others were free for much longer. For example, one lived for five weeks and five others for at least two weeks. Males formed a larger proportion of those recaptured. It should be made clear that these are minimum life periods for these caddis flies when they were recaptured, since their ages at first capture were unknown.

Dispersal

The foregoing recaptures at the site of release represented such a small proportion that no attempt was made to recapture marked caddis flies at sites other than that of release. Since, with the exception of *Enoicycla pusilla* (Burm.), which has a terrestrial larva, all caddis flies caught in Britain must have emerged from water, information on dispersal can be collected by operating a light trap remote from water. With this object a second light trap was operated concurrently with one at the waterside.

In the autumn of 1957 this second trap was 70 m. away from Millbarn Pond and hidden from the water by trees and bushes. Both traps were operated each night from 12th September until 19th November. The results (figure 1) show that almost as many limnephilids were caught in the field trap as at the waterside, but other families were only poorly represented in the field trap.

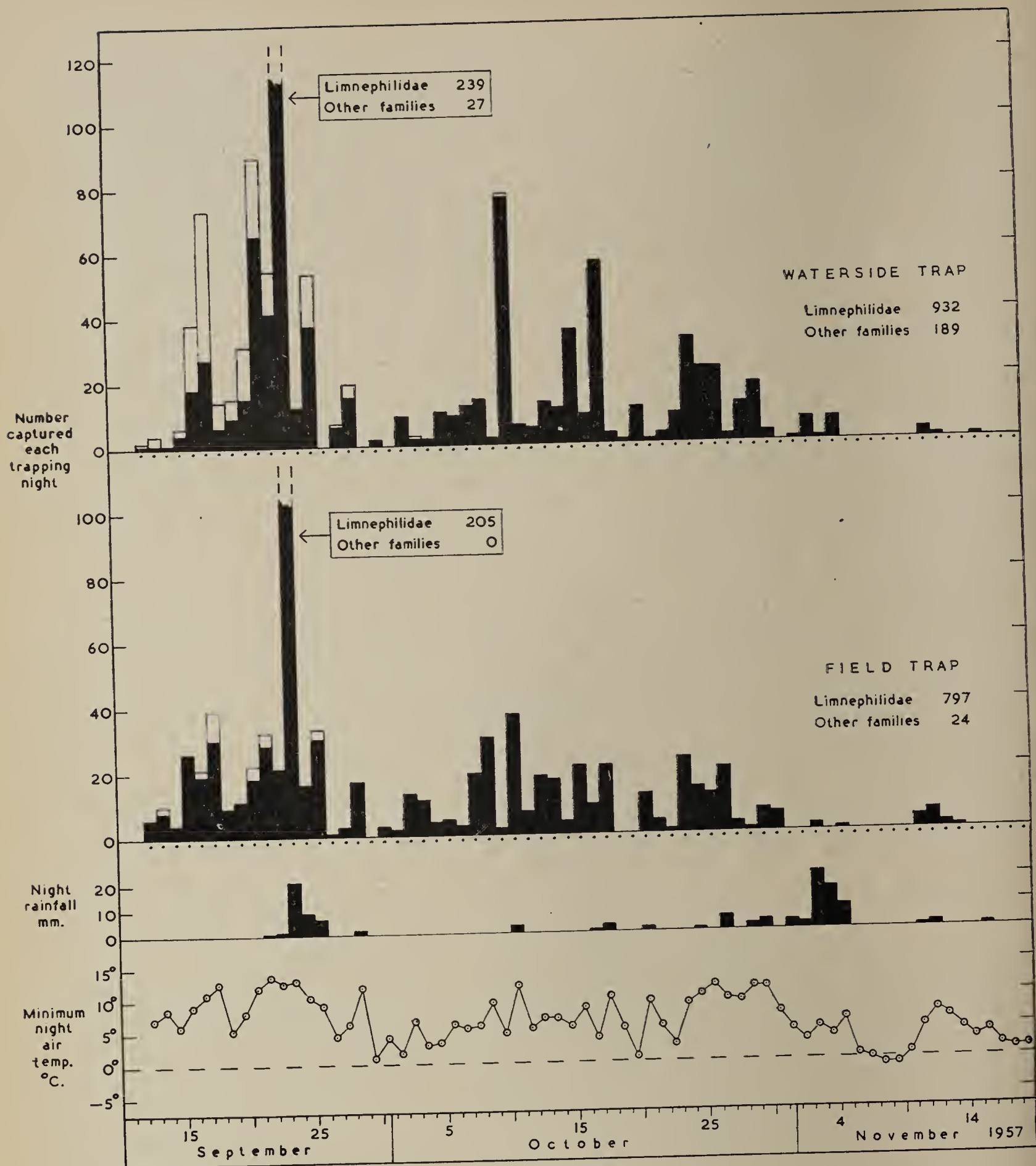


Fig. 1. Catches of caddis flies in the waterside trap at Millbarn Pond, and in the field trap 70 m. away, out of sight of the pond, September to November 1957. (Note: Totals of limnephilids are shown in black, other families are left white; nights on which the traps were operated are marked by dots below the base lines).

This procedure was repeated in 1959, but with the field trap 3 km. away from Millbarn Pond in a garden surrounded by high hedges and shielded on one side by woodland. As a result of the prolonged drought of this summer continuing into the autumn all surrounding ditches and pools dried out. This was a predominantly dry district of heath and farmland and the nearest water of any kind was a small stream, 1 km. away. From figure 2 it can be seen that the field trap yielded over a third as many limnephilids as the waterside trap and an appreciable number of other species of *Trichoptera*. These latter included such tiny delicate species as the hydroptilids,

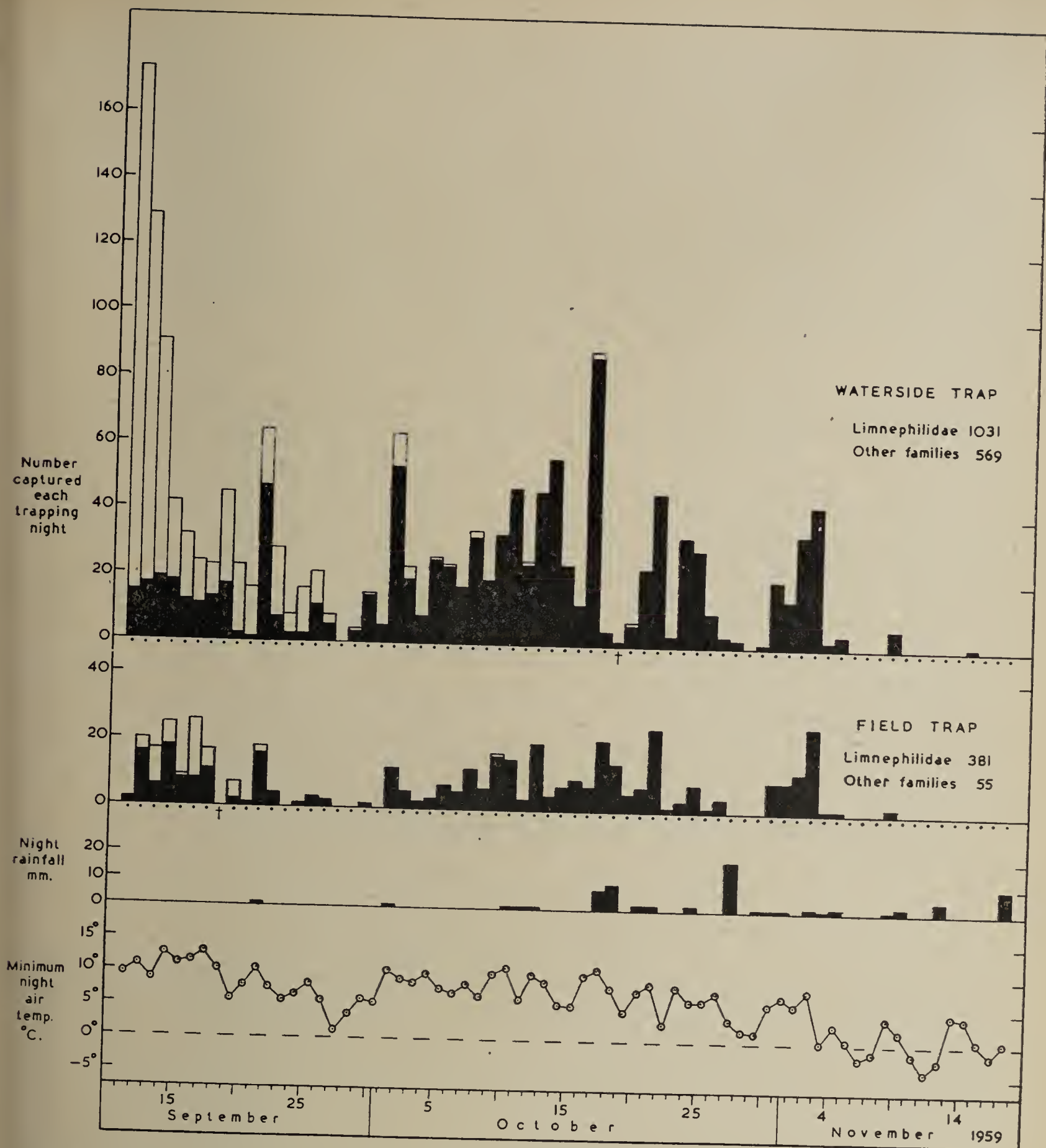


Fig. 2. Catches of caddis flies in the waterside trap at Millbarn Pond, and in the field trap 3 km. away and isolated from water, September to November 1959. (Note. † indicates that the trap failed to operate.)

Agraylea pallidula McL. — 29, *Hydroptila sparsa* Curt. — 1 and *Oxyethira costalis* Curt. — 4. Of the twenty species of limnephilids caught in these two years the dominant ones were *Limnephilus flavicornis* (F.), *L. lunatus* Curt., *L. auricula* Curt., *Glyphotaelius pellucidus* (Retz.), *Anabolia nervosa* (Curt.), *Halesus digitatus* (Schr.) and *Stenophylax permistus* McL.

Two traps were also run concurrently at Flatford Mill Field Centre, Suffolk, on six consecutive nights in September 1958. The waterside trap caught 662 limnephilids and 200 caddis flies belonging to other families. The field trap, which was 100 m. away and screened from the river by trees, caught 705 limnephilids—actually more than the

waterside trap—but only 3 specimens from other families. 82% of the total catch of limnephilids was made on the one wet night of the trapping period. The dominant species were *Limnephilus affinis* Curt. and *L. lunatus* Curt.

These three sets of results show considerable differences in the number of caddis flies caught on successive nights, but in each case there is close agreement in these fluctuations between the waterside and field traps. As would be expected there was greater activity on warmer nights, but it has further been shown that the largest catches of limnephilids were made on the warm wet nights (Crichton, 1960). These observations refer to the Limnephilidae since they were made in the autumn, their main flight period. Other families are confined mainly to the summer months.

Table 2.

Marked caddis flies recaptured at Millbarn Pond, September to November, 1953, 1954 and 1955.

		Days before recapture									
		2	4	5	7	8	11	14	17	23	35
<i>Limnephilus flavicornis</i> .	♂♂	7	—	—	—	1	—	—	1	—	1
	♀♀	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. lunatus</i>	♂♂	8	—	4	1	—	2	3	—	1	—
	♀♀	6	—	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>Glyptotaelius pellucidus</i>	♂♂	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Anabolia nervosa</i>	♂♂	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Halesus digitatus</i>	♂♂	3	1	—	2	2	—	—	—	—	—
	♂♂	21	1	4	3	3	2	3	1	1	1
	♀♀	7	—	—	1	—	—	—	—	—	—

These results suggest that a widespread flight dispersal is a natural feature in the behaviour pattern of adult limnephilids. It is likely to be an active dispersal since these are nocturnal insects, not subject to the convection currents which in hot weather may help to disperse day-flying insects. Information has yet to be collected on the state of sexual development of these caddis flies at emergence. From preliminary observations in the autumn of 1959 it appears that the oviducts of *Limnephilus politus* McL. are already filled with eggs at the time of emergence, but this is not so in *Anabolia nervosa* and *Halesus digitatus*.

Johnson (1960) has suggested that an active exodus flight away from the breeding place is the normal individual action of many insects when they become capable of flight at the end of the teneral period. Among aquatic insects which carry out this exodus flight, he quotes examples from the Odonata, and the Culicidae and Chironomidae among the Diptera. It seems probable from my results that the same behaviour is typical of Trichoptera.

The small proportion of recaptures of caddis flies at Millbarn Pond may thus be partly explained by their natural tendency to disperse from the breeding site. There appears to be no information on the extent of natural mortality due to birds and bats, apart from my records of damage to the wings of limnephilids. These suggest that, while at rest, caddis flies are preyed upon by birds (Crichton, 1959).

REFERENCES

- CRICHTON, M. I., 1957. The structure and function of the mouth parts of adult caddis flies (*Trichoptera*). Phil. Trans. Roy. Soc. Lond. (B) 241: 45—91. — CRICHTON, M. I., 1959. Attacks by birds on caddis flies. Bird Study 6: 22—25. — CRICHTON, M. I., 1960. A study of captures of *Trichoptera* in a light trap near Reading, Berkshire. Trans. R. ent. Soc. Lond. 112. — DÖHLER, W., 1914. Beiträge zur Systematik und Biologie der Trichopteren. S.B. naturf. Ges. Lpz. 41: 28—102. — FRINGS, H. and FRINGS, M., 1956. The location of contact chemoreceptors sensitive to sucrose solutions in adult *Trichoptera*. Biol. Bull. Woods Hole 111: 92—100. — JOHNSON, C. G., 1960. A basis for a general system of insect migration and dispersal by flight. Nature 186: 348—350. — LUCAS, R., 1893. Beiträge zur Kenntnis der Mundwerkzeuge der *Trichoptera*. Arch. Naturgesch. 59: 285—330.

DISCUSSION

ANKER NIELSEN: I have made the observation that *Rhyacophila nubila* when captured in nature at least generally has its intestine filled with air. No doubt this represents an exception to the general pattern of *Trichoptera*.

F. C. J. FISCHER: There exist *Trichoptera* of the family Hydropsychidae which have no mouthparts at all. I saw this in some South American species. As to the dispersal of other families the time of the year is of great interest as Limnephilids are autumnal and the same experiments made in May or June may show quite other results.

CRICHTON: It is essential to examine a caddis fly in the living state before one can state that there are no mouthparts.

JUVENILE HORMONE AND MORPHOGENESIS

V. J. A. NOVÁK

Insect Physiology Unit, Biological Institute of the Czechoslovak Academy of Sciences,
Prague, Czechoslovakia

Opinions of the principle and way of action of the hormone produced by the corpora allata of metabolic insects have undergone many changes since its discovery by Wigglesworth in 1935. The original conception of a direct inhibitory effect of this corpora allata incrtion on the metamorphosis, expressed by the term "inhibitory hormone" (Wigglesworth, 1936), was soon succeeded by the supposition of a special "larval enzymatic system" being selectively activated by the mentioned hormone with the corresponding term "juvenile hormone" (JH), later replaced by "neotenin" (Wigglesworth, 1940, 1954). On this basis a conception of metamorphosis has developed viewing the metamorphosis of insects as a special case of polymorphism, the JH being the factor controlling the realization of one of both, event. of one of each of the three polymorphous forms, i.e. the larva, pupa and imago. This conception is supposed to be antagonistic to the original morphological one, connected usually with the names of Berlese (1913) and Yezhikov (1936, 1939).

A standpoint, somewhat different from the both mentioned above, has been taken by the author in his so called gradient-factor theory of metamorphosis, the morphological basis of which is near to that of the Berlese-Yezhikov theory (Novák, 1951, 1956). According to it the JH is nothing but a general factor of growth its effect depending in the activation proteosynthesis (Novák, Sláma, Wenig, 1959). Its influence on morphogenesis depends on a specific arrangement of a hypothetic tissue growth factor, the so called gradient factor (GF) in the body. This factor is originally present

in all parts of the body of the young embryo (before the differentiation starts and becomes successively inactivated during the course of their chemical differentiation (chemogenesis). This inactivation occurs in a strongly lawful way, characteristic for the given species. Only those parts of the body which retain their GF are capable of further growth and development. In that way a large part of the body loses its capacity of independent growth towards the end of the embryonal period. Their further growth is, however, enabled by the juvenile hormone whose production by the newly formed corpora allata starts at about the same time. Because these parts form the largest part of the body during the larval development and most of them perish in the imago they are called larval parts. The JH is thus able to replace completely the GF in the larval parts of the body. This is one of the chief reasons to assume the GF as a single chemical substance.

As far as the JH is being supplied in an effective quantity by the c. allata, the larval parts of the body grow at the same rate as the imaginal ones. Thus results the isometric (harmonic or proportional) growth of the whole body, characteristic for the larval development. The production of the JH ceases round the time of each ecdysis. The hormone being continuously removed by the Malpighian tubes from the haemolymph, its concentration falls beneath the effective level soon afterwards. A certain period is thus necessary in each larval instar before the effective concentration of JH is restored. This is the period of allometric growth of the imaginal growth gradients e.g. wing pads and outer genitalia rudiments in heterometabola and internal imaginal discs in holometabola. As the growth of the volume of the c. allata and more so of their surface is much slower than that of the body as a whole, the instar begins thus necessarily in each insect species when the effective JH concentration is not reached before the growth is again stopped by the next moulting process. At that time only the growth of the imaginal parts of the body is possible whereas the larval parts disintegrate partly or completely. This is the larval instar, the period of metamorphosis, subdivided eventually into two, the last larval and the pupal instar.

The metamorphosis may thus be understood as the last stage of the embryonal morphogenesis which has been shifted to the end of the postembryonal development through the isometric growth period induced by the action of the JH. The JH with its remarkable effect on morphogenesis is thus nothing but a simple growth hormone of the same type as somatropine of the frontal lobe of the vertebrate hypophysis, as suggested by the present stage of knowledge on the phylogenetical relations between the hypothalamus-hypophysis system of vertebrates and the system of the pars intercerebralis protocerebri—corpora cardiaca—corpora allata of insects (cf. Hanström, 1939, 1952, Scharrer B. 1944, 1954).

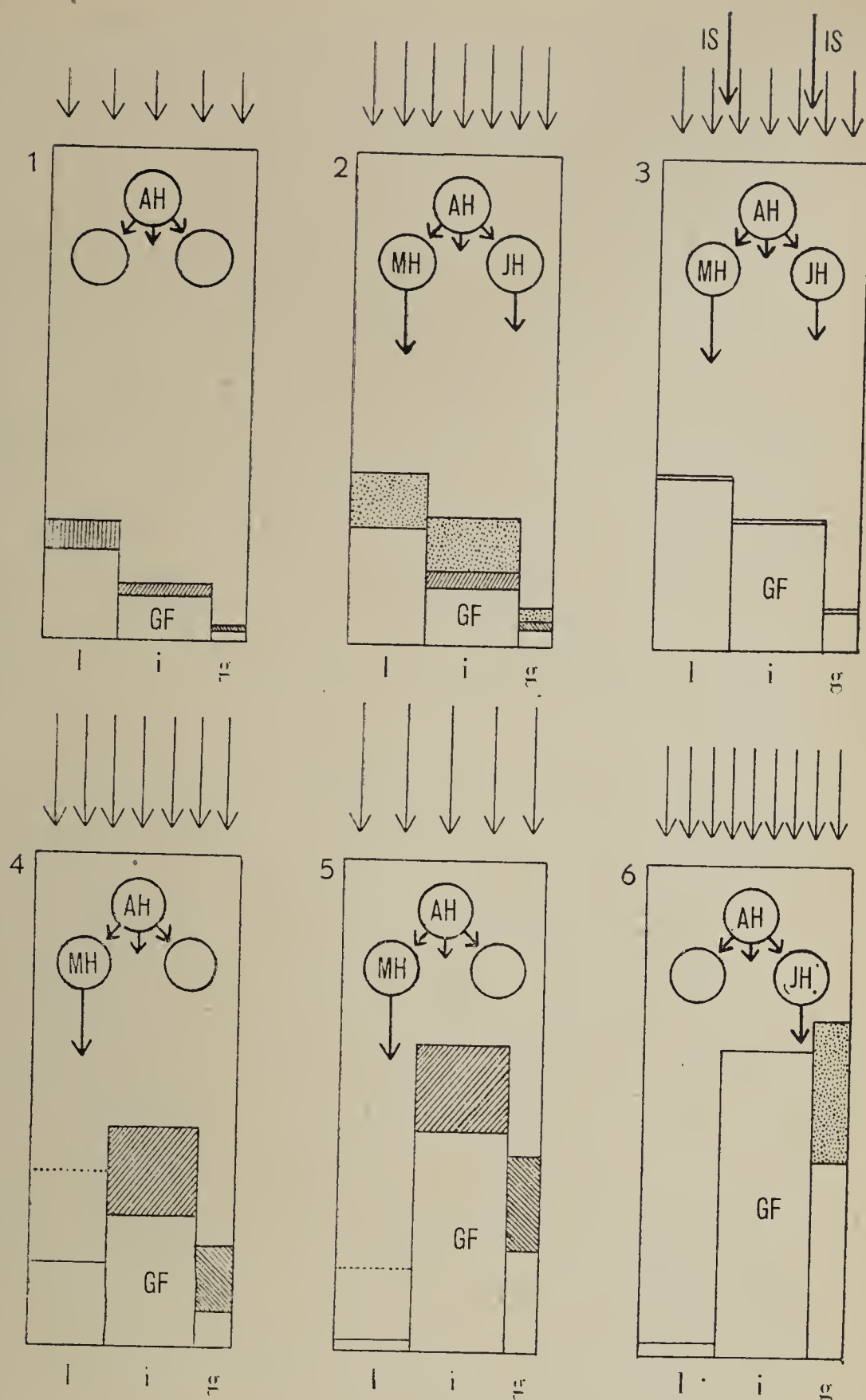
The conclusions on the relation between the corpus allatum incretion and the mentioned adenohypophysis hormone seemed to have been denied by the findings of Williams (1956) on the JH-like effect of the aether extracts obtained from the adult males abdomina of *Hyalophora cecropia* and the quickly increasing amount of notions of this substance, its effects and chemical characters. Especially the ascertainment of the lipid, nitrogenfree character of the effective component of the extract and its way of occurrence in the most various groups of animals beginning with some of the coelenterates and ending with the different mammalian tissues exclude any possible relation to the somatotropine on first sight.

The research work done recently in our laboratories brings, however, a new aspect to the knowledge of this extract and its way of action. The results of testing of eight separately prepared extracts from young horse thymuses in several hundreds individuals of the freshly moulted last instar *Pyrrhocoris apterus* nymphs did not show any appreciable juvenilizing effect, even the local one, which could be compared with that

The growth of the three different types of tissues the larval (l), the imaginal (i) and the gonads (g) in six different hormonal environments. (1) in middle embryonic age, before the prothoracic glands and corpora allata start with their function. (2) in the larval instars (except the last one). (3) the same as in 2, but under the influence of an inhibitory substance (IS) as oleic acid, colchicin or the queen substance in bees or termites. (4) in last larval instar, (5) in pupa, (6) in adult female.

AH = activation hormone,
MH = moulting hormone,
JH = juvenile hormone,
GF = gradient factor.

The independent growth of each of the three types of tissues is illustrated by the corresponding type of hatching. The area indicating the growth under the influence of JH is spotted.



of the implanted corpus allatum (Novák, Procházka, Červenková, 1960). The same results have been gained with the pupae of *Bombyx mori* and *Antheraea pernyi*. On the other hand the extracts from the abdomens of adult *H. cecropia* males, obtained by the courtesy of prof. H. A. Schneiderman, gave distinct although only local effects (areas of nymph-like cuticle). The same results (as shown by Sláma, 1960) may, however, be obtained in both *Pyrrhocoris apterus* last instar nymphs and in *Galleria mellonella* and *Bombyx mori* pupae by injection or implantation of different chemicals the common character of which is the inhibiting growth (or cell multiplication) without the equally strong inhibitive effect on the moulting process. In this way strong metathetic effects, both local and general have been obtained by means of colchicine in low concentrations and by the oleic acid diluted in olive oil. The important difference between these so called pseudojuvenilizing effects (c. f. Sláma, l. c.) and the effect of the implanted corpus allatum is in that this ends in the progressive metathetely (sensu Novák, 1951), caused by promoting the extraordinary growth of the larval parts of

the body, whereas the effect of the mentioned chemicals is a typical regressive metathetely, caused by suppressed growth of the imaginal parts. As suggested by Sláma (l. c.) there are many reasons to assume that also in the case of the mentioned cecropia extracts and those from other animals the effect depends in the regressive metathetely and is thus principally different from that of the corpus allatum hormone. The distinctly stronger effect of the insect extracts contrary to those from other animals seems to be caused by the progressive prothetely (*sensu* Novák, 1951), an effect due to the relative speeding of the moulting process by the activation hormone (AH) extracted from the neurosecretory brain cells contemporaneously (c. f. Gilbert and Schneiderman, 1960 with further references).

The complete confirmation of the finding that the active substance of the mentioned insect extracts is not identical with the JH but produces just the opposite effect will mean in no way a decrease, but even an increase of interest in the morphogenetical activity of this type of chemicals. The extreme case of the effect of this type is the inhibition of growth without a contemporaneous inhibition of the moulting process, as in the so called inhibitory queen substance from the honey-bee and termites queens. This seems to be a special case of biological exploitation—as a result of natural selection—of this type of morphogenetically active substances in the phylogeny of social insects.

The relation between the growth of different parts of the body, the action of the metamorphosis hormones and the growth active substances of exohormonal type in different periods of the ontogeny together with the interaction of different outer morphogenetical influences, both biotic and abiotic, as supposed by the gradient factor theory, can be illustrated in the following scheme (cf. p. 373). Here it is necessary to consider that the environmental influences as food and temperature do not affect the growth process only directly but at the same time also indirectly by influencing the rate of production of each of the metamorphosis hormones. These hormones do not only affect the growing tissues, but also the production of each other.

The discrimination between the effects of the corpora allata hormone and the pseudojuvenilizing effect of the mentioned substances and extracts reinforces the idea of a close relation of this insect growth hormone and the somatotropine of the vertebrate adenohypophysis suggested above. It brings further evidence in favour of the author's above mentioned gradient factor theory of metamorphosis which seems to be the only morphogenetical conception which consequently attempts to explain the developmental changes in form by the differential growth of different parts of the body. The main presumption of this theory—the hypothesis of the gradient factor as a special growth factor, remains to be considered as a mere working hypothesis at least up to the time till a substance will be obtained from the imaginal parts of the body (imaginal discs of holometabola) which, applied to the larval parts, would prevent their desintegration and induce their further growth. But most of the conclusions reached on ground of this presumption which enable the more or less complete understanding of all phenomena in connection with the insect metamorphosis, seem to be practically proved by the present state of knowledge. On the other hand none of the numerous experimental results gained since the time of the first formulation of the GF-theory (1951) could contradict this theory or bring another reasonable explanation.

As an example of the many experimental results bringing strong evidence in favour of this theory I would like to mention the findings of Karlson (1957), Halbwachs and Joly (1957) and Karlson and Lüscher (1958) which prove the independence of the moulting process on the growth (which does not mean, of course, in reciprocity, the independence of growth in the moulting process). The fact that the influence of the moulting hormone or ecdyson (MH) on the morphogenesis is just secondary and in-

direct, has also been well established, contrary to the former widespread conceptions, which have been considering the prothoracic glands incrtion as a "growth and differentiation hormone". This was one of the basic presumptions of the GF-theory, clearly formulated already in 1951. Under these circumstances it might perhaps be not without interest to enlighten here the main points of the GF-theory, which—as evident from numerous discussions and the reviews of the authors book "Insektenhormone" (Novák, 1959)—have not been fully understood in many cases, to show the relation of this conception to the other morphogenetical theories and to outline some of the conclusions resulting from it for the understanding of the morphogenesis of animals in general.

One of the most serious objections is that of Stejnberg (1959) who states that the processes of morphogenesis are so numerous and various that it is scarcely possible to presume the existence of a substance which could condition all of them, moreover, as it is known on ground of the genetic analysis that the different processes of growth and differentiation in different parts of the body and in indifferent periods of the ontogeny in different species are determined by different genetic factors (genes, organizers, inductors etc.). But the fact, that they have, apart from their immense variability, one important feature in common, must not be overlooked. This common feature in morphogenesis, as shown in earlier papers (Novák, 1951, 1956, c. f. 1959) depends in the disproportional growth of different parts of the body, or, as it is sometimes called, on the allometric, disharmonic, anisometric, or, perhaps most suitably, gradient growth, whereas the other parts of the body gradually lose their growing ability and are either partly or completely desintegrated. This principle law of morphogenesis which could be called the law of gradient growth, applies equally to different parts of one and the same cell in its differentiation process as to the different parts of the same growth gradient (imaginal discs) of the body, to the different parts of embryo during morphogenesis and, not taking into consideration the limits of the individuum, it is to the same extent valid for the genital cells and all the remaining "somatic" parts of the body during the metagenesis and death of the individual as for the imaginal and larval parts of the body during the metamorphosis, wherefrom it has been derived (cf. Novák, 1955).

At the same time it is well known, as far as the insect metamorphosis is concerned, that it is possible to stop immediately, partly or completely, all these growth processes with the immense variability of their results by means of a single chemical substance, or, more so, to convert them into one universal process of isometric (harmonic, proportional) growth without any change of form, by means of the juvenile hormone.

Why therefore should be improbable the presumption of existence of a single substance or group of substances (a physiological, not necessarily chemical individual) which causes the gradient growth by its way of distribution throughout the body. The more so as several substances have been known, from both animals and plants, occurring in all parts of the body throughout the whole corresponding kingdom of organisms. Such a very common distribution have e. g. some of the enzymes of tissue respiration in animals, chlorophils and heteroauxin in plants and the nucleic acids in both. And the more so as cases are known of a local failing of the mechanism of gradient growth such as tumour growth (blastomogenesis) or pernicious growth (carcinogenesis) which may occur in any type of cell or tissue in any phylum of the animal kingdom (cf. Novák, 1955, 1959). Along these lines the general gradient-factor, the so-called gf-theory of morphogenesis and the gf-theory of blastomogenesis have been reached.

The question arises how to bring into consent the mentioned theses of the gf-theory of morphogenesis with the abundant experimental evidence on the genetic determination of growth, with all the facts known on the way of action of the sub-

stances called organizers, inductors, genes etc., so as with the facts on the environmental influences on morphogenesis. A deeper examination of this question based on closer acquaintance with the mentioned conception shows that they not only do not exclude but necessarily complement each other. It may be presumed that the gf-theory could even be useful for the complete understanding of their way of action.

The continuous process of ontogenetical development of animal organism has three different although closely interdepending features: the chemical differentiation, the differentiation of form and the differentiation of function. It is generally agreed that the chemogenesis precedes and induces morphogenesis and the morphogenesis itself precedes and conditions the development of function. This is true for ontogenesis whereas in phylogenesis a much more complicated and often just the contrary interdependence in time is to be presumed, as follows from the principle of the natural selection.

It has been known since long time that the fertilized egg (the zygote) contains in its body, it means in the nucleus, cytoplasm and yolk, all the different chemical substances (by the modern term the genetic information) necessary for a normal, lawfull development off all the chemical constituents of the body occuring during its individual life in the given species. The chemical development depends in continuous chemical reactions of their molecules among themselves and with the constituents of the environment received by the organism in the form of food, the drunk water and oxygen.

Some of the important principles of the chemogenesis and its interdependence with morphogenesis have been discovered by Wigglesworth (cf. 1954, 1959) and embodied in his "gradient hypothesis". This is to be carefully distinguished from the mentioned hypothesis of gradient-factor by the present author, even if it deals an other aspect of the same process only, it means the gradient growth. The Wigglesworth's conception based on experimental evidence and direct observation of the differentiation process of different epidermal structures such as the sense bristles and the epidermal glands, shows and explains satisfactorily the determination and mutual coordination of the growth gradients, both of the microstructures formed by several cells as the mentioned epidermal differentiations and of the complex organs such as appendages or head. It is, however, only concerned with one aspect of the development of the growth gradients.

It may be supposed that the different chemical constituents of the body originating during the chemical differentiation grow themselves with different rate. So e. g. it is well known that the proteins constituting the nervous tissues increase their mass during the postembryonic development distinctly slower than those constituting muscles or epidermis. And there is little doubt that e.g. nucleoproteids in general are multiplied with a speed different from that of lipoproteids. Each part of the living body has thus its specific rate of growth depending on its chemical composition. This is the direct effect of chemical differentiation upon morphogenesis.

Beside the chief constituents of the living matter also the chemical composition of the different admixtures as e. g. pigments or urates may be supposed to influence the growth rate of the corresponding cell or part of the body. This may be called the indirect effect of the chemical differentiation upon morphogenesis.

Neither by the direct nor indirect effect of the chemical differentiation, however, is it possible to explain the facts of the typical gradient growth as shown above in the case of insect metamorphosis or as it is the principle of the embryonic morphogenetical processes (e. g. the transformation of the polypod into oligopod stage). Here the same histological structures of practically identical chemical composition, e. g. the larval and

imaginal nerve tissues or larval and imaginal epidermal cells have very different growth potencies. This fact which is the principle of gradient growth (cf. Novák 1956, 1959) can be explained neither by the different age of the corresponding tissues all of them having developed from one and the same original cell—the zygote, nor by the environmental influences.

This principle of the gradient growth can be completely understood on the other hand with the supposition of the gradient-factor as a tissue-bound growth factor the lack of which makes the corresponding tissues incapable of growth. The successive inactivation of this hypothetical factor during the ontogenetical development, strictly lawful and specific in the given species, makes understandable the role in morphogenesis of different chemicals originating or being activated during the chemical differentiation such as the inductors, organizers and genes and the role of the constantly operating environmental influences. Their effect may thus simply depend in the inactivation of the gradient-factor.

It remains outside the scope of the theory being the task of further research to decide whether the gradient-factor is to be viewed as a single chemical substance as the complete replacement of its action by the juvenile hormone would suggest or whether, perhaps more probably, its action depends in a common disposition of a number of relative substances such as nucleic acids to be inactivated by the mentioned factors, due probably to some of their common chemical functional groups.

The limitation given by the admissible length of this type of communication does not allow to go into further details. The author hopes however to have succeeded in showing the importance of the research of the juvenile hormone and its morphogenetical effects for our better understanding of the principle of morphogenesis in insects and in animals in general.

REFERENCES

- BERLESE A.: *Redia* 9, 121—136, 1913. — GILBERT L. I. and SCHNEIDERMAN H. A.: *Trans. Amer. Micr. Soc.*, vol. 79, 1, 38—67, 1960. — HALBWACHS M. C., JOLY L. and JOLY P.: *J. Insect. Physiol.* 1/2, 143, 149, 1957. — HANSTRÖM B.: *Hormones in invertebrates*, Oxford, Clarendon Press, in: 8, 1—207, 1939. — HANSTRÖM B.: *Nature* 171, 72—3, 1953. — KARLSON P.: *Zool. Anz.* 20, 203—208, 1957. — LÜSCHER M. and KARLSON P.: *J. Ins. Physiol.* 1, 341—345, 1958. — NOVÁK V. J. A.: *Nature* 167, 132, 1951. — NOVÁK V. J. A.: *Věst. čs. zool. spol.* XV., 1—48, 1951. — NOVÁK V. J. A.: *Beitr. Ent.* 6, 3, 206—494, 1956. — NOVÁK V. J. A.: *Insektenhormone*, NČSAV Praha 1960, pp. 368. — NOVÁK V. J. A., SLÁMA K. and WENIG K.: *Symp. ont. Ins. Praha*, 1959. — NOVÁK V. J. A., PROCHÁZKA Ž., and ČERVENKOVÁ E.: *Testing of the Thymus Extracts in Insects*. In preparation. — SCHARRER B.: *Publ. Staz. Zool. Napoli* 24, 38—41, 1954. — SCHARRER B. and SCHARRER E.: *Biol. Bull. W. H.* 87, 242—251, 1944. — SLÁMA K.: *The pseudojuvenilizing effects in insects*. *Čas. Čs. ent. spol.* 1961. — STEIJNBERG D. M.: *Ent. obosr.* 38, 4, 941—943, 1959. — WIGGLESWORTH V. B.: *Nature* 136, 338, 1935. — WIGGLESWORTH V. B.: *Quart. J. Micr. Sci.* 79, 91—119, 1936. — WIGGLESWORTH V. B.: *J. Exp. Biol.* 17, 201—222, 1940. — WIGGLESWORTH V. B.: *The Physiology of Insect Metamorphosis*. Cambridge Monogr. Exp. Biol. 1, 1954. — WIGGLESWORTH V. B.: *The control of growth and form*, Cornell Univ. Press. New York, 1959. — WILLIAMS C. M.: *Nature*, London 178, 212, 1956. — YEZHNIKOW J. J.: *Zool. Anz.* 144, 1936. — YEZHNIKOW J. J.: *C. R. Acad. Sci. SSSR, N. S.* 28, 1940.

LES ADAPTATIONS DES COLÉOPTÈRES ÉDAPHOBIES

H. COIFFAIT

Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Toulouse.
Laboratoire souterrain de Moulis

Les Coléoptères édaphobies sont ceux dont toutes les phases de la vie se déroulent dans le sol qu'ils ne quittent jamais et ne peuvent d'ailleurs pas quitter. Ces insectes ne doivent pas être confondus avec les formes humicoles vivant dans l'humus des forêts. Les Coléoptères édaphobies se rencontrent dans le sol même, à des profondeurs variables, toujours au dessous de la couche d'humus, si elle existe, et aussi bien hors des zones boisées qu'en forêt.

La plupart des Coléoptères édaphobies n'ont plus aucun proche parent dans la faune épigée. Tout indique que ce sont des relictés liés au sol depuis des époques très reculées, ce qui les rend extrêmement intéressants à de nombreux points de vue.

L'action du milieu sur un très grand nombre de générations a entraîné des modifications importantes dans la morphologie de ces insectes. Ils présentent des caractères et des adaptations que l'on peut classer en 4 grandes catégories.

1. Caractères hérités des souches lucicoles et non modifiés

A. Caractères sexuels secondaires. Chez les Coléoptères édaphobies, les caractères sexuels secondaires des mâles ne sont ni plus ni moins marqués que chez les Coléoptères épigés voisins. C'est ainsi que les Carabiques édaphobies de la tribu des *Anillini* présentent en général quelques articles faiblement dilatés aux tarses antérieurs chez le mâle tout comme chez les *Tachyini* voisins. Chez les Staphylinides édaphobies, le sternite du pygidium est toujours échancré ou sinué chez le mâle comme il est de règle dans cette famille.

B. Édéages primitifs de certains groupes. Chez les grands Coléoptères édaphobies, formes entrées depuis peu dans le domaine endogé, l'édéage est tout à fait comparable à celui des formes épigées voisines.

Chez les édaphobies plus anciens, on trouve des lignées où l'organe copulateur est resté primitif. Tels sont les *Reicheia*, les *Trechitae* endogés et les *Anillini*. Chez ces insectes il n'existe pas de variants sexuels pas plus qu'il n'en existe chez les Carabiques épigés. Les *Osoriini* endogés ont eux aussi un édéage primitif sans variants sexuels, tout à fait comparable à celui des *Osoriini* épigés.

Par contre dans beaucoup d'autres lignées, notamment chez les Staphylinides de la sous famille des *Leptotyphlidae* et chez les Pselaphides du Genre *Mayetia*, les édéages présentent des ultra évolutions très poussées et un grand nombre de variants sexuels.

2. Adaptations communes avec les animaux fousseurs ou avec ceux qui vivent dans les fissures

Fréquemment la forme des Coléoptères édaphobies a subi des modifications par rapport à celle des Coléoptères épigés voisins. Ces modifications se sont faites dans deux sens différents: chez certains le corps s'est aplati, chez d'autres, le corps tend à devenir cylindrique.

Une remarque préliminaire s'impose: tous les Coléoptères édaphobies xylophages ou phytophages n'ont subi aucune modification quant à la forme générale du corps. Certains Coléoptères édaphobies carnivores ne semblent guère modifiés non plus, tandis que d'autres le sont très nettement.

A. Espèces aplaties. Ces espèces sont peu nombreuses. On les trouve surtout parmi les Carabiques *Trechiini* et les *Anillini*. Mais certains Staphylinides comme

Hypomedon, les Pselaphides du Genre *Mayetia* et les Catopides du Genre *Phacomorphus*, présentent également un aplatissement plus ou moins marqué du corps. Cet aplatissement s'accompagnant fréquemment d'un raccourcissement des élytres et d'une faible sclérification des téguments. Il est à rapprocher de ce que l'on observe chez certains Coléoptères nocturnes se réfugiant le jour dans les fentes du sol ou sous les pierres (*Siagona*, *Aepus*, *Cymindis*, *Brachynus*, *Achenium*, *Cossyphus*). Aucune de ces formes plates, tant édaphobie qu'épigée, n'est fouisseuse, toutes utilisent donc les fissures existant dans le sol.

Cet aplatissement du corps est une modification d'animaux adaptés à vivre dans les fentes et sous les pierres enfoncées. On retrouve des modifications analogues chez de nombreux Coléoptères vivant sous les écorces: *Hololepta*, *Platysoma*, *Pytho*, *Uleiota*, *Dendrophagus*, *Cucujus*, *Laemophloeus*. Mais ces corticoles sont normalement sclérifiés.

B. E s p è c e s C y l i n d r i q u e s. Les Coléoptères édaphobies convexes et étroits, parfois même complètement cylindriques sont de beaucoup les plus nombreux. On les trouve aussi bien chez les Carabiques que chez les Staphylinides.

Les Coléoptères épigés fouisseurs montrent la même tendance à devenir cylindriques aussi bien chez les Carabiques (*Scarites*, *Clivina*, *Dyschirius*, *Broscus* etc.) que chez les Staphylinides (*Bledius*, *Planeustomus*, *Osorius* etc.) ou chez les Scarabaeides (*Psammobius*, *Rhyssenus*, *Pleurophorus*, *Aphodius*). De même les Coléoptères creusant les matières ligneuses sont souvent cylindriques ou subcylindriques (*Bostrichyidae*, *Scolytidae*, *Ciidae*, *Anobiidae*, *Curculionidae* du Genre *Rhyncholus* etc.).

On peut donc dire que si tous les Coléoptères à corps cylindrique ne sont pas des Coléoptères qui creusent, par contre tous les Coléoptères qui creusent ont un corps cylindrique ou subcylindrique.

C. L e r é t r é c i s s e m e n t d e l a b a s e d u p r o t h o r a x. Chez les Coléoptères fouisseurs on constate très souvent un rétrécissement notable de la base du prothorax et un allongement du mésothorax. Fréquemment le prothorax est pédonculé. Cette conformation particulière donne à l'insecte un aspect étranglé au milieu. L'animal apparaît alors comme ayant le corps formé de deux parties: un avant corps constitué par la tête et le prothorax, un arrière corps constitué par les méso et métathorax et l'abdomen. Les deux parties du corps sont articulées entre elles de façon assez souple (le mésothorax constitue parfois même une sorte de rotule) pour permettre à l'animal de les orienter dans des directions différentes à droite et à gauche, vers le haut ou vers le bas. Ce dispositif est très net chez les *Scarites*, *Clivina*, *Dyschirius* par exemple.

Il se retrouve identique chez les Coléoptères édaphobies présentant les caractères d'animaux fouisseurs, par exemple chez les *Reicheia*, les *Osoriini*, les *Leptotyphlitae* ou les *Octavius*. Chez ces *Staphylinidae*, l'étranglement du milieu du corps est extrêmement net.

3. Adaptations communes avec les animaux cavernicoles

A. R é d u c t i o n o u d i s p a r i t i o n d e l ' œ i l. Tous les Coléoptères édaphobies sont anophtalmes ou très microophtalmes. Chez ces derniers, l'œil n'est généralement pas fonctionnel car il se présente d'ordinaire sous forme d'une tache blanchâtre où l'on ne reconnaît guère d'ommatidies. Chez tous les Coléoptères microophtalmes on constate que la réduction de l'œil se fait d'arrière en avant. Lorsque l'œil a totalement disparu, il subsiste parfois (*Leptotyphlini*, *Trechitae*) une « cicatrice oculaire » qui n'est probablement que la trace du sillon oculaire existant en avant de l'œil. Cette « cicatrice » ou sillon oculaire a totalement disparu chez beaucoup de Coléoptères édaphobies: *Anillini*, *Entomoculini*, *Osoriini*, *Mayetia*.

Chez certains *Pselaphidae* édaphobies anophtalmes: *Scotoplectus*, *Imirus*, *Amauropsini* ainsi que chez *Octavius oculocallus* Coiff., on constate qu'il existe une saillie anguleuse ou même une épine à la place de l'œil. La formation de cette épine peut s'expliquer comme suit: beaucoup de *Pselaphidae* ont des yeux coniques, en particulier les *Batrisini* voisins des *Amauropsini*. Les ommatidies disparaissant, il est logique de supposer que subsiste un cône oculaire, lequel en s'affinant devient épine. D'ailleurs chez les *Bergrothia* du Caucase une tache oculaire subsiste encore à la face antérieure de l'épine. C'est le dernier vestige (vestige antérieur) de l'œil de ces animaux.

B. **Dépigmentation.** Les Coléoptères édaphobies entrés depuis peu dans le milieu endogé ont conservé des yeux réduits et sont souvent pigmentés. Tout au plus constate-t-on une diminution de la pigmentation par rapport aux espèces épigées. Chez les édaphobies plus anciens la dépigmentation est totale et s'accompagne presque toujours de la disparition complète de l'œil. Parmi les espèces entièrement dépigmentées, quelques Carabiques déprimés ont des téguments peu sclérifiés. Mais ces quelques espèces mises à part on peut dire que tous les autres Coléoptères édaphobies sont des animaux fortement sclérifiés, même lorsqu'ils sont dépigmentés. Leurs téguments sont épais et résistants, compte tenu de leur taille. Ils se distinguent par là, des Coléoptères *Trechitae* cavernicoles qui sont dépigmentés, mais en général faiblement sclérifiés.

C. **Atrophie ou disparition de l'aile membraneuse.** Chez tous les Coléoptères édaphobies sans exception, les organes du vol ont subi de profondes modifications. Les ailes membraneuses ont totalement disparu chez presque toutes les espèces, tandis qu'elles sont réduites à l'état de moignons extrêmement courts, passant très facilement inaperçus, chez celles où elles subsistent. Chez les Coléoptères édaphobies, les plus anciens tels que les *Anillini*, les *Osoriini*, les *Leptotyphlidae*, les *Mayetia*, on ne trouve plus le moindre vestige alaire, alors qu'un tel vestige existe encore chez les *Trechitae* endogés.

4. Adaptations propres aux Coléoptères édaphobies

A. **Taille.** Les Coléoptères édaphobies sont de taille très variable, le plus grand étant probablement *Typhlochoromus stolzi* Mocz. qui peut atteindre 18 mm. et le plus petit *Typhlocyptus pandellei* Saulcy qui ne dépasse pas 0,4 à 0,5 mm.

Les grandes espèces sont l'exception dans le milieu endogé. J'ai recensé six Genres avec environ 40 espèces, dont la taille dépasse 5 mm., sur environ 120 genres et plus de 1000 espèces édaphobies connues, soit environ 4%.

Par ailleurs, toutes ces grandes formes sont microphthalmes, sauf *Typhlodes mihoki* Bernh., qui est anophtalme. Toutes sont incomplètement dépigmentées, souvent même très peu dépigmentées. Toutes enfin ont de proches parents appartenant au même Genre ou à un Genre très voisin dans la faune épigée. Il semble donc que ce soient des espèces entrées depuis peu dans le milieu endogé.

A côté de ces quelques espèces de grande taille, on en trouve beaucoup de petite taille et plus encore de très petite taille (moins de 2 à 3 mm.). Toutes ces petites formes sont anophtalmes ou présentent des yeux extrêmement régressés. Elles sont presque toujours entièrement dépigmentées et beaucoup n'ont plus de proches parents épigés. Elles apparaissent donc d'une façon générale comme des édaphobies beaucoup plus anciens que les grandes espèces.

B. **Forme gracile.** Chez les Coléoptères édaphobies dont le corps tend à devenir cylindrique, on constate parallèlement qu'il devient grêle. A longueur égale, ces espèces sont toujours beaucoup plus ténues que leurs proches parents épigés, surtout lorsque les proches parents épigés ne sont pas fouisseurs. Cette tendance à la finesse des formes est particulièrement marquée chez les *Staphylinidae*. Mais elle apparaît

aussi très nettement chez les *Mayetia* qui sont beaucoup plus élancés que tous les autres *Pselaphidae* à tel point que jusqu'à ces dernières années les *Mayetia* avaient été considérés par tous les auteurs comme des *Staphylinidae*.

C. Raccourcissement des appendices. On a depuis longtemps, signalé que beaucoup de Coléoptères troglobies présentent un allongement des pattes et des antennes, allongement d'autant plus accentué qu'il s'agit de formes cavernicoles plus anciennes.

Chez les Coléoptères édaphobies, on ne trouve rien de semblable. Dans les Genres ayant à la fois des espèces troglobies et des espèces édaphobies, les secondes ont toujours les membres notablement plus courts que les premières (*Speotrechus*, *Neotrechus*, *Orotrechus*, *Duvalius*, *Domene*).

Si nous comparons les Coléoptères édaphobies à leurs proches parents épigés, nous constatons que chez quelques Genres il n'y a pas de différence notable dans le développement des pattes, tandis que chez quelques autres (*Pselaphides* de la tribu des *Batrisini*) il y a un allongement et chez un nombre beaucoup plus grand, une diminution de longueur.

La brièveté des pattes s'accompagne fréquemment d'une réduction du nombre des articles du tarse. C'est ainsi que les *Leptotyphlidae* ont des tarses de deux ou trois articles alors que les autres *Staphylinidae* ont des tarses de 4 ou 5 articles, ou très exceptionnellement de trois (en dehors des *Leptotyphlidae*, une seule espèce à tarses de 3 articles dans la Faune de France). Les *Mayetia* ont des tarses de 2 articles alors que presque tous les *Pselaphidae* ont des tarses de 3 articles (la Faune de France ne comprend en dehors des *Mayetia* qu'un seul *Pselaphidae* à tarses de 2 articles: *Dimerus staphylinoides* Fiori.). Enfin chez les *Anillini* où le nombre d'articles des tarses est normalement de 5 (comme, d'une façon générale, chez tous les Carabiques, on trouve des formes ayant des tarses de 4 articles.

La structure des antennes de certains Coléoptères édaphobies présente des particularités intéressantes.

Tout d'abord on constate chez quelques uns, une réduction du nombre des articles. C'est ainsi que les *Entomoculia* et les *Mayetia* ont des antennes de 10 articles. Le dernier article très gros est formé par la réunion des articles 10 et 11, les traces de suture étant plus ou moins apparentes et les zones de pubescence restant bien distinctes.

Ceci est sans grand intérêt, car on connaît aussi des Coléoptères épigés à antennes ayant un nombre d'articles réduits. La structure du funicule de l'antenne est plus intéressante. En effet on constate un épaississement du 5^o article antennaire qui est plus grand que les articles voisins chez certains Genres de *Leptotyphlidae*.

Chez les *Osoriini* endogés de la lignée des *Geomitopsis* (Gen. *Geomitopsis* et *Numidotyphlus*), on constate un épaississement des articles 5 et 7 qui sont plus épais que les articles 4, 6 et 8. De même chez *Scotoplectus capellae*, les articles 5 et 7 sont légèrement épaissis.

Enfin chez les *Mayetia*, les articles 5 et 7, ou 3, 5 et 7 sont dilatés. Ils sont plus larges que les articles 4, 6 et 8. Il ne s'agit pas d'un caractère sexuel secondaire, car l'épaississement est toujours identique dans les deux sexes. On se trouve donc en présence d'un phénomène de convergence, très remarquable, portant sur trois groupes bien différents, mais qui sont certainement parmi les plus anciens de tous les Coléoptères édaphobies. Nous constatons cette structure antennaire très curieuse du funicule sans pouvoir l'expliquer.

D. Raccourcissement des élytres et disparition de l'articulation scapulaire chez les *Leptotyphlidae*. Certains Coléoptères édaphobies présentent une réduction des élytres. Chez certains *Anillini*, les élytres sont

raccourcis laissant à découvert plusieurs tergites abdominaux. Chez les *Winklerites* s. st. et chez certains *Microtyphlus*, on constate en plus une atrophie de l'angle postérieur externe des élytres. Chez les *Staphylinidae* édaphobies, on observe presque toujours un notable raccourcissement des élytres par rapport aux formes épigées voisines. De même les *Mayetia*, *Scotoplectus*, *Trogasteropsis*, sont des *Pselaphidae* à élytres remarquablement courts, plus courts que chez les formes épigées les plus voisines. Ce raccourcissement des élytres est sans doute en relation avec l'aptérisme. Aucun Coléoptère édaphobie ne semble montrer de coaptation du bord interne des élytres analogue à celles que l'on observe chez certains Coléoptères aptères.

Tous les *Leptotyphlidae* présentent une remarquable évolution telle qu'à notre connaissance il n'en a jamais été signalé chez aucun autre Coléoptère. Les quelques 300 espèces de cette Sous Famille présentent toutes, en effet, une disparition totale de l'articulation de l'épaule. Chez toutes, les élytres sont largement soudés au mésothorax dans la région scapulaire. C'est assurément là le résultat d'une très longue évolution et ce caractère est un de ceux qui nous amène à considérer les *Leptotyphlidae* comme une des plus anciennes lignées de Coléoptères édaphobies, peut-être même la plus ancienne.

DISCUSSION

P. BASILEWSKY demande à M. Coiffait si le retrécissement de la base du pronotum doit vraiment être considéré comme une caractéristique propre à la vie fouisseuse, et cite quelques exemples chez les *Carabidae* où cela ne paraît pas être le cas.

Cl. BESUCHET: Je ne pense pas que l'épine « oculaire » des Psélaphides dérive de l'œil. Il existe en effet un Psélaphide d'Albanie et de Grèce, *Protamaurops macrophthalma* Müller, qui présente des yeux aussi bien développés que les *Batrisus* et *Batrisodes* et une épine « oculaire » aussi grande que celle des *Amaurops* et *Amauropidius*. Tous ces genres sont assez étroitement apparentés.

SUR LA STRUCTURE DES PALPES MAXILLAIRES DE QUELQUES DISTENIINAE (Coleoptera Cerambycinae)

ANDRÉ VILLIERS

Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris

La sous-famille des *Disteniinae* présente un remarquable dimorphisme sexuel des palpes maxillaires qui n'a été que très incidemment souligné par divers auteurs notamment à propos du genre néotropical *Heteropalpus* au sujet duquel Buquet a donné en 1843 quelques figures acceptables et Thomson (1864) et Lacordaire (1869) une description sommaire.

La classification actuelle des *Disteniinae* reconnaît 3 tribus (Gressit, Philipp. Journ. Sc., 72, 1—2, p. 27—28):

Dynamostini: Antennes plus courtes que le corps, sans franges de long poils; cavités coxales intermédiaires fermées (genre *Dynamostes* Pascoe).

Cyrtonopini: Antennes plus courtes que le corps, sans frange de longs poils; cavités coxales intermédiaires ouvertes. (Genre *Cyrtonops* White).

Disteniini: Antennes plus longues que le corps, avec une frange de longs poils; cavités coxales intermédiaires fermées (Genres *Distenia* Serville, *Typodryas* Thomson, *Melegena* Pascoe, *Clytomelegena* Pic., *Noemia* Pascoe, *Nethinius* Fairmaire, *Nericonia* Pascoe, *Cometes* Serville, *Paracometes* Villiers, *Microcometes* Villiers, *Phelocalocera* Blanchard, *Phelocalocerella* Villiers, *Saphanodes* Hintz).

Dans tous ces genres les pièces buccales sont d'un type banal parmi les *Cerambycidae*. Seuls les palpes maxillaires présentent un dimorphisme sexuel accentué. Chez les *Dynamostini* et chez les *Disteniini*, à l'exception de deux genres, les articles III et IV sont nettement plus épais que chez femelles, l'article IV étant élargi et obliquement tronqué à l'apex, avec une grande aire sensorielle distale; chez les femelles, au contraire l'article IV des palpes maxillaires est fusiforme, avec une aire sensorielle apicale très réduite (fig. 1 à 4).

Trois genres présentent un dimorphisme beaucoup plus remarquable encore: Alors que chez les femelles les palpes sont à peu près comme chez les autres *Disteniinae*, avec toutefois un quatrième article dilaté et muni à l'apex d'une aire sensorielle étendue, ils sont très développés chez les mâles, avec un article IV très grand, muni sur toute la longueur de sa face interne d'une aire membraneuse pubescente et portant, à sa base, un long appendice membraneux. Cette structure extraordinaire mérite sans doute une description plus précise:

Fig. 1 à 4. Palpes maxillaires de *Disteniini*: 1. *Distenia columbina* (Serville) mâle; 2. *Distenia columbina* (Serville) femelle; 3. *Cometes hirticornis* (Serville) mâle; 4. *Cometes hirticornis* (Serville) femelle.

Fig. 5 à 7. Palpes maxillaires de *Cyrtionops punctipennis* White: 5. mâle, face externe; 6. mâle, apex des palpes, face interne; 7. femelle.



GENRE CYRTONOPS WHITE

Cyrtionops punctipennis White (fig. 5 à 7)

M â l e : Premier article grêle, légèrement épaissi à l'apex, quatre fois aussi long que large. Deuxième article trois fois aussi long que le premier, grêle, arqué, renflé à l'apex. Article trois noduleux, transverse. Quatrième article près d'une fois et demie aussi long que le second, ovale à l'apex, formé d'une lame externe fortement sclérifiée et couverte de longues soies inclinées, la partie interne étant membraneuse et densément couverte de courtes soies raides; ce quatrième article porte, à sa base, un long appendice membraneux, un peu plus court que lui, arrondi à l'apex, densément et brièvement pubescent.

F e m e l l e : Premier article deux fois aussi long que large. Deuxième article un peu moins de trois fois aussi long que le premier, épaissi à l'apex. Troisième article presque aussi large que long, trapézoïdal. Quatrième article légèrement arqué, un peu plus long que le second, fortement élargi à l'apex qui porte une aire membraneuse sensorielle ovale.

GENRE HETEROPALPUS BUQUET

Heteropalpus smaragdinus Villiers (fig. 8)

M â l e : Premier article cylindrique, deux fois aussi long que large. Deuxième article grêle, arqué, six fois aussi long que le premier, épaissi à l'apex. Troisième article épais, transverse. Quatrième article allongé, formant un angle droit avec le second, ovale à l'apex, aussi long que le second, sa face externe sclérifiée, portant des soies

inclinées, sa face interne membraneuse et longuement pubescente, sa base avec un long appendice membraneux, tuberculé, portant un dense revêtement de longues soies, plus long que le quatrième article.

Heteropalpus pretiosus Buquet (fig. 9)

F e m e l l e : Palpes assez longs et robustes, le deuxième article près de quatre fois aussi long que large, épaissi à l'apex. Troisième article épais, renflé, deux fois moins long que le deuxième. Quatrième article un peu plus long que le deuxième, élargi de la base vers l'apex, celui-ci, obliquement tronqué, avec une aire sensorielle membraneuse.

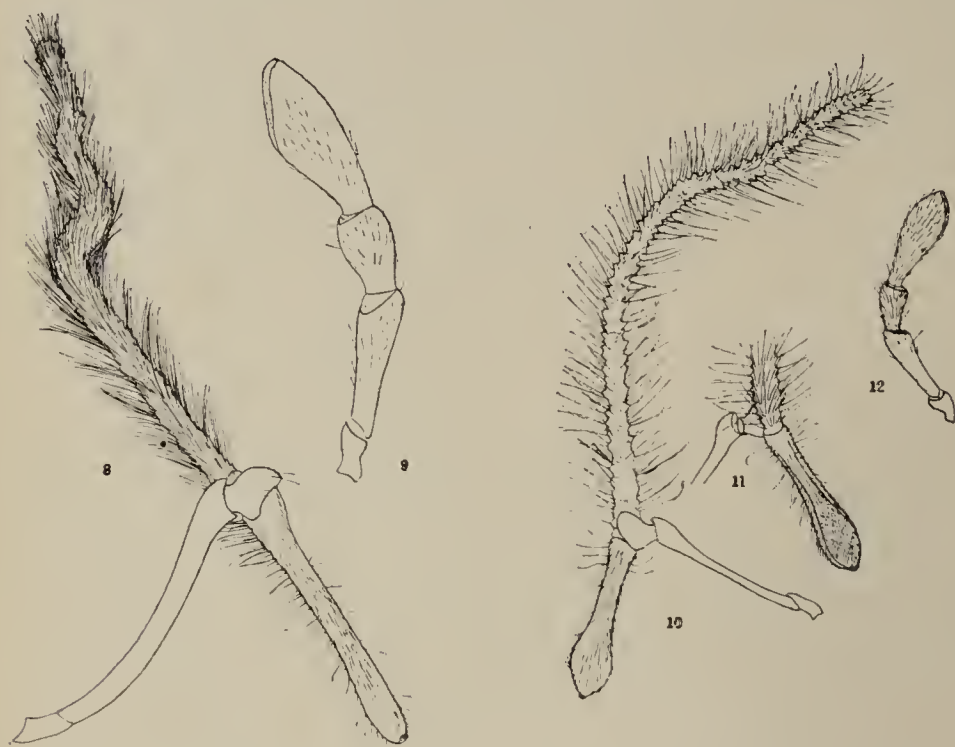


Fig. 8 et 9. Genre *Heteropalpus* (Buquet) palpes maxillaires: 8. *Heteropalpus smaragdinus* (Villiers) mâle; 9. *Heteropalpus pretiosus* (Buquet) femelle.

Fig. 10 a 12. Palpes maxillaires de *Paracometes basalis* Villiers: 10. mâle, face externe; 11. mâle, apex de l'article II, articles III et IV base et de l'appendice, face interne; 12. femelle.

GENRE PARACOMETES VILLIERS.

Paracometes basalis Villiers (fig. 10 a 12)

M â l e : Premier article cylindrique, trois fois aussi long que large. Deuxième article très grêle, fortement renflé à l'apex. Troisième article transverse, fortement dilaté à l'apex. Quatrième article un peu plus court que le deuxième et formant avec lui un angle droit, assez étroit à la base puis élargi et ovalaire à l'apex, sa face externe sclérifiée et longuement pubescente, sa face interne membraneuse et portant un dense revêtement de soies courtes, sa base avec un appendice membraneux subcylindrique, fortement tuberculé, près de quatre fois plus long que le quatrième article.

F e m e l l e : Palpes assez longs, le deuxième article trois fois aussi long que large, deux fois moins long que le second. Quatrième article un peu plus long que le second, progressivement élargi de la base vers l'apex, celui-ci obliquement tronqué avec une aire sensorielle membraneuse.

* *

Cette structure particulière des palpes se rencontre donc dans trois genres appartenant à deux tribus différentes. On remarque immédiatement que chez *Cyrtonops* les articles du palpe sont rejetés en prolongement les uns des autres que la structure et les dimensions de l'appendice basal du quatrième article sont différentes de ce que l'on observe dans les deux autres genres; ces différences jointes aux autres détails de la morphologie justifient leur isolement en deux tribus différentes. Quant aux genres *Heteropalpus* et *Paracometes*, jusqu'ici rangés parmi les *Disteniini*, il semble utile de créer pour eux une tribu nouvelle, *Heteropalpini* nov.

Les quatre tribus composant maintenant la sous-famille des *Disteniini* se sépareront à l'aide du tableau suivant:

1. Antennes plus longues que le corps, munies d'une frange de longs poils 2
- Antennes plus courtes que le corps, sans frange de longs poils 3
2. Palpes maxillaires des mâles munis d'un long appendice membraneux pubescent, plus long que le quatrième article, celui-ci formant un angle droit avec le second. Quatrième article des palpes maxillaires des femelles élargi et tronqué à l'apex *Heteropalpini*
- Palpes maxillaires des mâles simples, sans appendice membraneux. Quatrième article des palpes maxillaires des femelles fusiforme *Disteniini*
3. Tête allongée derrière les yeux. Palpes maxillaires des mâles simples, sans appendice. Pronotum cylindrique. Cavités coxales intermédiaires fermées. Tibias postérieurs dentés *Dynamostini*
- Tempes courtes. Palpes maxillaires des mâles avec un appendice membraneux plus court que le quatrième article. Pronotum tuberculé latéralement. Cavités coxales intermédiaires ouvertes. Tibias postérieurs non dentés *Cyrtonopini*

ANATOMIE COMPARÉE DES ORGANES TRANSPORTEURS DE CHAMPIGNONS CHEZ QUELQUES SCOLYTOIDEA

JEAN LHOSTE et ANDRÉ ROCHE

Il existe tout un groupe de Scolytoidea dont les larves se nourrissent du revêtement mycélien des galeries de ponte. Les auteurs de langue anglo-saxonne désignent ces insectes sous le nom de « Ambrosia beetle », les *Ambrosia* et les *Monilia* étant les genres les plus fréquents dans les galeries. De nombreuses hypothèses ont été émises pour expliquer la présence des champignons dans les galeries. Chamberlin (1939) énumère différentes manières dont ce transport peut s'effectuer: spores rejetées par les insectes dans les excréta, transport dans les touffes de poils de la tête, sous les élytres, par adhérence aux soies de la face ventrale. Beeson (1941) a cru trouver sur le prothorax et la tête des scolytes des organes contenant des globules de graisses auxquels les spores adhèreraient. Cependant, Cachan (1957) admet que le mode de transport reste mal expliqué et il pense même, en ce qui concerne les *Platypodidae* étudiés par lui, que ces individus n'ensemencent pas les galeries.

Les travaux de Francke-Grosmann (1956) jettent un jour nouveau sur cette question. En effet, cet auteur a examiné de nombreuses espèces et a découvert des organes semblant parfaitement adaptés au transport des spores chez:

Trypodendron lineatum Oliv., *Trypodendron lineatum ab-melanocephalum* Eich., *Trypodendron domesticum* L., *Trypodendron signatum* L., *Xylosandrus germanus* BLDF., *Anisandrus dispar* Fabr., *Xyleborinus saxeseni* Ratzeb., *Doliopygus* (Crossotarsus) serratus Strohm., *Myelophilus minor* Htg., *Myelophilus minor* var. *corsicus* Egg.

Nous avons, de notre côté, examiné les espèces d'Afrique tropicale suivantes:

Platypus hintzi Schauff., *Xyleborus ferrugineus* F., *Xyleborus morstatti* Haged., *Xyleborus mascarensis* Elchh., *Xyleborus confusus* Elchh., *Periomatus excisus* Strohm., *Periomatus camerunus* Schedl., *Doliopigus serratus* Strohm., *Doliopigus ghesquieri* Schdl., *Doliopigus chapuisi* Duv., *Stephanoderes hampei* Ferr.

Chez quatre de ces espèces il nous a été possible de déceler des organes appartenant à trois types d'organisation bien différents. En tenant compte des travaux de Francke-Grosmann, c'est six catégories d'organes, plus ou moins adaptés au transport des champignons, que l'on peut distinguer. Ces types peuvent se classer ainsi, du plus simple au plus compliqué:

1. Organe glandulaire. Le premier type consiste en glandes qui émettent une substance huileuse, selon Francke-Grosmann (1956—1957) qui les nomme « Öl-

drüsen». La substance permettrait, selon l'auteur, de fixer les spores sur la chitine. Les espèces du genre *Trypodendron* possèdent de tels organes.

2. Soies spéciales. Il existe tout le long de la suture des élytres et sur le métanotum de *Myelophilus minor* étudié par Francke-Grosmann, des soies qui retiennent les spores de champignons. Ces organes n'agissent que par voie mécanique, semble-t-il, et aucune glande n'a été décelée par l'auteur (fig. 3) dans leur voisinage immédiat.

3. Alvéoles. Chez *Periomatus excisus* et chez *Periomatus camerunus*, nous avons décelé (Roche et Lhoste 1960), creusées dans l'épaisseur de la chitine, des alvéoles mesurant de 50 à 70 μ de profondeur et 250 à 300 μ de longueur. Elles sont ovoïdes, largement ouvertes et contiennent éventuellement trois à quatre organites rappelant des chlamydospores de champignon. Aucune cellule hypodermique spéciale ne semble liée à ces organes (fig. 1).

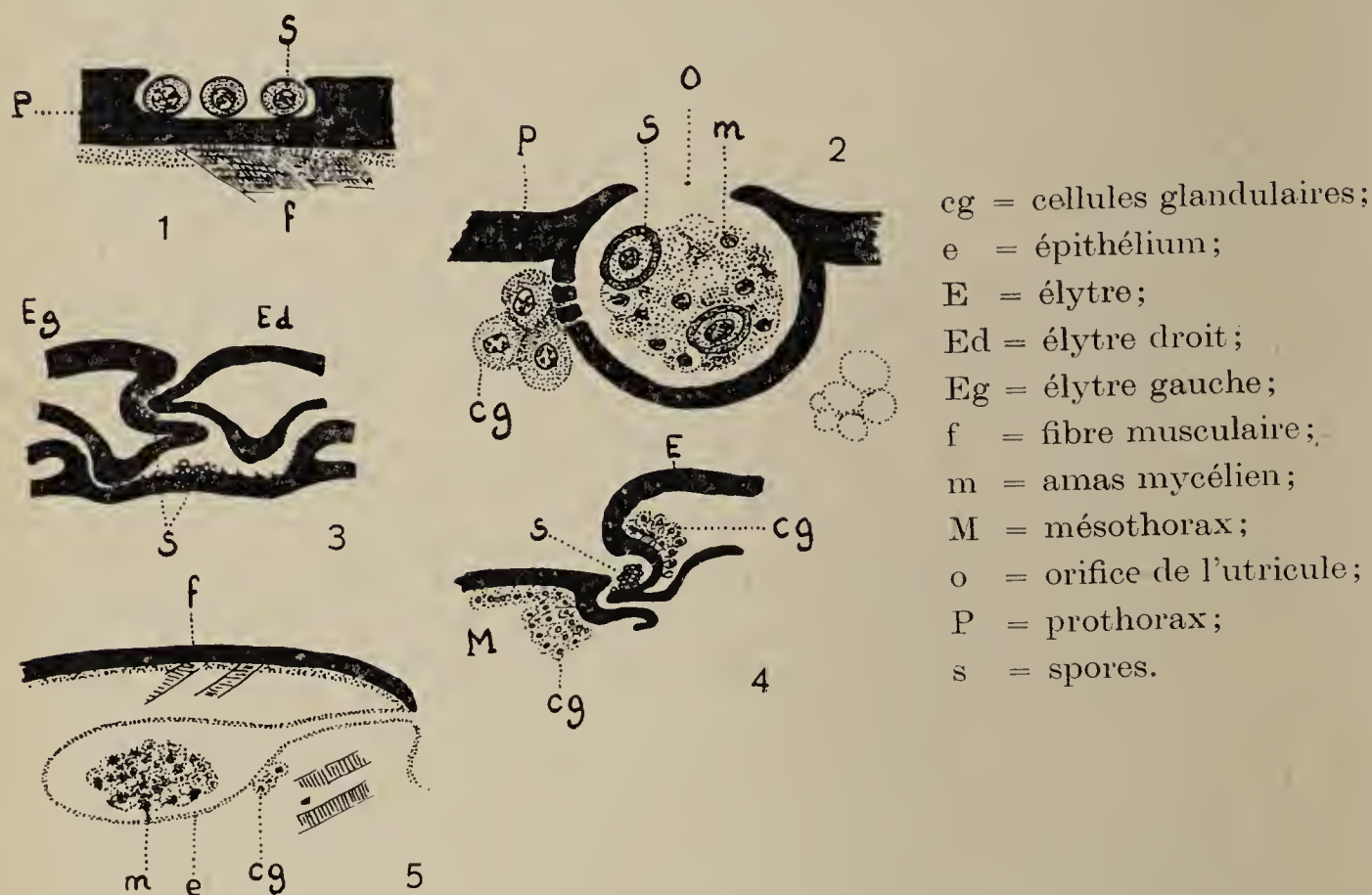


Fig. 1. Alvéole intrachitineuse dans laquelle on distingue trois spores dont le diamètre est d'environ 50 μ . (*Perionatus camerunus* Schedl.)

Fig. 2. Utricule contenant un amas de filament mycélien et deux chlamydospores. Le diamètre de l'utricule est d'environ 300 μ (*Platypus hintzi* Schaef.).

Fig. 3. Région suturale des élytres avec des spores retenues par des soies métathoraciques (*Myelophilus minor* var. *corsicus* Egg). D'après Francke-Grosmann 1956).

Fig. 4. Articulation élytrale et mesonotum montrant les cellules glandulaires qui sont annexées à une cavité dans laquelle se trouvent des spores (*Xyleborinus saxeseni* Ratzeb). D'après Francke-Grosmann 1956.

Fig. 5. Organe prothoracique en forme de poche dans laquelle se trouve des organites ayant l'apparence d'un filament mycélien moniliforme. La longueur totale de l'organe atteint 300 μ chez *Xyleborus morstatti* Haged.

4. Utricules. Dans la région prothoracique de *Platypus hintzi*, il existe deux utricules à paroi chitinisée, disposées de part et d'autre de l'axe de symétrie. Ces utricules ont un diamètre d'environ 300 μ . La paroi latérale de cet organe est bordée de quelques cellules glandulaires pourvues d'un canalicule qui traverse la paroi et qui vient déboucher à l'intérieur. L'examen de nombreux individus nous a permis (Roche et Lhoste 1960) de déceler des faciès différents du contenu utriculaire, nous incitant à supposer que ce champignon évolue à l'intérieur de l'organe. En effet, tantôt nous avons observé la présence de blastospores ou conidies, tantôt de chlamydospores (fig. 3).

5. Organes élytraux. Dans la zone articulaire de l'élytre, il existe chez *Xyleborinus saxeseni* des cellules glandulaires hypodermiques qui communiquent avec des cavités ménagées dans l'articulation proprement dite et qui contiennent des spores (Francke-Grosmann 1956), (fig. 4).

6. Organe prothoracique. Ce type d'organe a été décrit par Francke-Grosmann (1956) chez *Xylosandrus germanus* et *Anisandrus dispar* et par Lhoste et Roche (1959) chez *Xyleborus morstatti*. Il consiste en une invagination de l'hypoderme prothoracique dont l'ouverture se situe à la partie postérieure du pronotum. Quelques cellules glandulaires sont annexées à cet organe qui contient des amas de spores ou des filaments mycéliens pelotonnés moniliformes (fig. 5).

BIBLIOGRAPHIE

- FRANCKE-GROSMANN, H., 1956. Z. morph. u. ökol. Tiere, Bd. 45, S. 27, 5—308. —
FRANCKE-GROSMANN, H., 1957. Verhandlungsbericht der Deutschen Gesellschaft für angewandte Entomologie 139—144. — LHOSTE, J. & ROCHE, A., 1959. Café, Cacao, Thé, 3 (2) 76—86. — ROCHE, A. & LHOSTE, J., 1960. C. R. Acad. Sc. France 250, 2056—2058.

DISCUSSION

Les organes de transport de champignons existent donc chez de nombreuses espèces et ils possèdent les structures les plus variées. Ils ont, néanmoins, un point commun: seules les femelles en sont pourvues.

FRANCKE-GROSMANN ayant réussi la culture in vitro de quelques champignons prélevés dans les organes des Scolytes étudiés et ayant établi que ces champignons avaient des affinités certaines avec les champignons feutrants les galeries de ponte, on ne peut manquer de faire le rapprochement et d'émettre l'hypothèse suivante: la femelle étant la seule à creuser la galerie de ponte, c'est elle qui, grâce à des organes spéciaux,ensemence les galeries. Cette hypothèse nous paraît être un point de départ des plus intéressants pour les recherches à venir.

THE ONTOGENETIC DEVELOPMENT OF THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM OF *ANTHERAEA PERNYI* GUÉR. (Lepid.)

A. A. PANOV, Moskau

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

1. The growth of the brain, the mesothoracic and the fourth abdominal ganglions of *Antheraea pernyi* was studied during the embryonic and postembryonic stages.

2. The ratio of the volumes of these ganglions before the blastokinesis makes 4.68 : 1.13 : 1. During the blastokinesis and after it the brain grows somewhat less than the mesothoracic ganglion; the fourth abdominal ganglion increases in size smaller than the brain. In caterpillars the growth of the ventral nerve cord is stronger than that of the brain. During the prepupal and pupal developmental stages it is the brain which grows most of all, the mesothoracic ganglion increases slighter and the fourth abdominal ganglion does not grow at all.

3. The neuropile increases in volume very rapidly in the embryo and in young caterpillars. Since the fifth larval instar the relative volume of the neuropile begins to decrease reaching the minimum in the three day old pupa; thereafter the share of the neuropile in the ganglions begins again to increase.

4. The neuroblasts and ganglion mother cells produce nerve cells before and during the blastokinesis. In postembryonic period they produce the cells since the second larval instar and independent from the moulting rhythm. On the other hand, the cells of the neurilemma and those of the neuroglia divide mainly during moultings.

CONTRIBUTION À L'ETUDE DU SYSTÈME NERVEUX CENTRAL DES HOMOPTÈRES: Les Ganglions cérébroïdes de *Cicadella viridis* L.

J.-P. PRIGENT

Laboratoire de Biologie Animale PCB, Rennes, France

La Cicadelle verte (*Cicadella viridis* L.) est un Homoptère du groupe des Auchénorhynques, de la famille des Jassides. Cet insecte est très répandu. En France, on le trouve principalement dans des endroits humides, prairies de joncs notamment.

Le Système nerveux des Hémiptéroïdes a été étudié par Pflugfelder (1937). L'anatomie générale du système nerveux central de la Cicadelle a été décrite dans son travail.

Les ganglions cérébroïdes sont reliés à des lobes optiques volumineux et allongés.
Les connectifs péri-oesophagiens sont courts.

La Chaîne nerveuse ventrale est caractérisée par sa concentration:

A la suite du ganglion sous-œsophagien, on trouve deux connectifs courts, les reliant à la première paire de ganglions de la chaîne nerveuse ventrale, correspondant au prothorax.

Les ganglions prothoraciques sont très légèrement séparés d'une masse unique groupant les ganglions mésothoraciques, métathoraciques, et abdominaux. Cette concentration est réalisée chez la larve néonate (Il y a quatre stades larvaires chez la Cicadelle).

Nous avons étudié les ganglions cérébroïdes, afin d'en effectuer une reconstitution: Cette étude a été faite à l'aide de coupes sériees, fixées au Pampel et au Bouin aqueux, et colorées au trichromique de Cajal, et à l'Hématoxyline de Regaud.

Les Lobes optiques des Hétéroptères terrestres ont été décrits par Pflugfelder; ceux de la Cicadelle ne présentent pas de différences fondamentales par rapport à ce type.

Nous pouvons reconnaître, dans les ganglions cérébroïdes, les ensembles suivants:

I. Protocerebron

La plus grande partie du protocerebron est occupée par deux volumineux lobes protocérébraux, bordés par deux autres lobes, longeant leur face interne.

Ces lobes sont surmontés par les centres optiques, soudés aux lobes internes.

Les lobes protocérébraux sont soudés entre eux, antérieurement et postérieurement.

Le protocerebron moyen, compris entre ces deux soudures, est composé:

- du corps central, où l'on reconnaît les deux capsules typiques, dorsale et ventrale;
- de deux petits lobes globuleux, situés immédiatement sous la capsule ventrale, à son contact;

- d'un ensemble de trois lobes, deux latéraux et un médian, individualisés au niveau de la soudure postérieure des lobes protocérébraux.

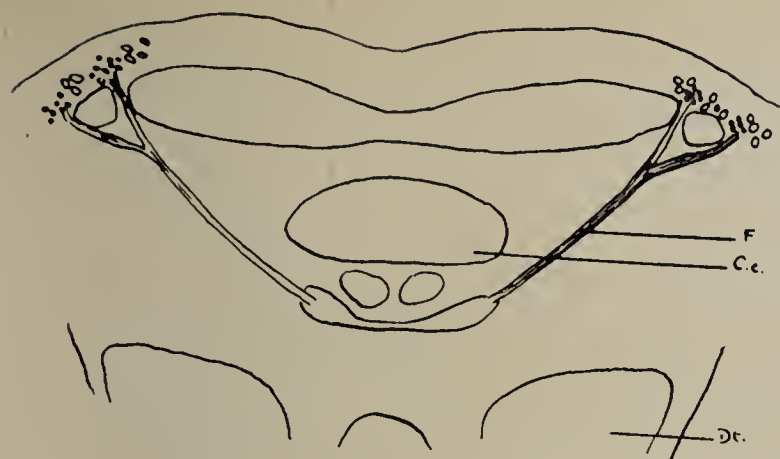
En arrière, légèrement au-dessus du corps central, se trouvent deux masses arquées, surmontant directement les lobes dorsaux du deutocerebron. Ces masses, reliées, constituent le « pont ».

II. Deutocerebron

De chaque côté, les lobes antennaires sont largement soudés aux lobes dorsaux.

III. Tritocerebron

Les lobes tritocérébraux sont soudés aux lobes dorsaux du deutocerebron.



Cc = Corps central
 Dt = Deutocerebron
 cel = couche ganglionnaire
 com = commissure
 Lpc = Lobe protocerebral
 Li = Lobe interne



Ces différents ensembles sont reliés entre eux de la manière suivante:

I. Fibres transversales

Protocerebron:

Les centres optiques antérieurs sont reliés entre eux.

La commissure protocérébrale antérieure longe la soudure antérieure des lobes protocérébraux.

La commissure protocérébrale postérieure est dédoublée, passant de part et d'autre des lobes latéro-ventraux signalés dans le protocerebron moyen.

Ces lobes sont eux-mêmes reliés au-dessus du lobe médian.

Les extrémités de la capsule ventrale du corps central sont reliées par des fibres transversales.

Deutocerebron:

Les lobes dorsaux sont reliés entre eux par un large ruban de fibres, très postérieurement.

Les lobes antennaires sont également reliés entre eux par des fibres longeant le bord ventral des ganglions cérébroïdes.

Tritocerebron:

La commissure tritocérébrale est dédoublée:

- Une partie des fibres la constituant passe à l'extérieur du système nerveux;
- Le reste des fibres passe au bord antérieur du ganglion sous-œsophagien.

II. Liaisons à l'intérieur du protocerebron

(autres que les commissures)

De chaque côté du protocerebron, deux masses dorso-latérales de cellules à noyaux de petite taille, émettent deux masses de fibres, convergeant au quart antérieur de leur trajet, pour former un tractus de chaque côté, se rendant au protocerebron moyen, au niveau de la soudure postérieure les lobes protocérébraux.

Des fibres issues des centres optiques antérieurs, voisinant avec des fibres venant de la couche cellulaire vont rejoindre l'extrémité des lobes internes du protocerebron, sous-tendant la courbe constituée par le bord externe de ces lobes.

Les lobes protocérébraux sont reliés aux lobes internes du protocerebron dans la portion moyenne et la portion distale de ceux-ci: cette double liaison existe entre les lobes du même côté.

Les lobes protocérébraux sont reliés au corps central, à la capsule dorsale, et à la capsule ventrale.

Le corps central est joint au lobe médian, formé par l'expansion de la soudure postérieure des lobes protocérébraux, par des fibres passant entre les deux petits lobes globuleux signalés dans le protocerebron moyen.

Le corps central est lié par sa capsule dorsale à la soudure antérieure des lobes protocérébraux: les fibres constituant cette liaison sont largement distribuées, ne constituant pas de tractus compact.

La capsule dorsale du corps central est reliée, latéralement, aux lobes latéraux du protocerebron moyen.

III. Fibres longitudinales, reliant les différents segments des ganglions cérébroïdes

Des fibres non croisées et des fibres croisées relient, dans la région médiane, la partie antérieure du protocerebron au deuto et au tritocerebron. Pour les fibres croisées, le croisement se fait au niveau du protocerebron moyen, ventalement par rapport au corps central.

L'extrémité distale des lobes internes est directement reliée au tritocerebron, par des fibres qui contournent le deutocerebron extérieurement:

Les centres optiques sont ainsi reliés au tritocerebron par l'intermédiaire des lobes internes du protocerebron.

Du corps central partent des fibres vers les segments postérieurs des ganglions cérébroïdes.

Les fibres du nerf ocellaire atteignent les masses postérieures du protocerebron, les traversent, et se dirigent vers le deutocerebron.

Cette étude des ganglions cérébroïdes de la Cicadelle permet d'effectuer une reconstitution du cerveau, complétée par celle des lobes optiques.

Une étude comparée avec les ganglions cérébroïdes d'autres Homoptères Auchénorhynques permettrait de compléter les notions sur les rapports des différentes familles de ce groupe: Si les ganglions cérébroïdes de *Jassus lanio* (un autre Jasside), que nous avons également observé, présentent une grande similitude avec ceux de la Cicadelle, il est possible de remarquer des différences avec ceux des Cercopides: Pflugfelder a décrit l'anatomie générale du système nerveux central de *Philaenus saliceti*: La concentration de la chaîne nerveuse ventrale est moins poussée que chez la Cicadelle. Nous avons effectué quelques préparations sur *Philaenus spumarius*, qui montrent des ganglions cérébroïdes plus « déliés » que chez la Cicadelle: Il semble donc que la moins grande concentration de l'ensemble du système nerveux soit liée à une moins grande concentration des ganglions cérébroïdes: une étude détaillée des structures du système nerveux pourrait nous renseigner sur l'évolution du groupe au même titre que, par exemple, la Cytologie.

Principaux ouvrages consultés

Il existe dans la littérature, de nombreux articles concernant le système nerveux des Insectes. Parmi ceux-ci:

1928. HANSTRÖM B. Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere. J. Springer, Berlin. — 1937. PFLUGFELDER O. Vergleichend-anatomische, experimentelle und embryologische Untersuchungen über das Nervensystem und die Sinnesorgane der Rhynchoten. Zoologica, Stuttgart.

HISTOLOGICAL, HISTOCHEMICAL AND CYTOLOGICAL INVESTIGATIONS ON THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM OF SOME INSECTS

(See Table XII)

A. ÁBRAHÁM, Szeged (Hungary)

In the central nervous system of the swimming beetle (*Dytiscus marginalis*) and of the water beetle (*Hydrous piceus*) using the most various fixation, staining, impregnation and histochemical methods were states as follows:

Histological examinations. The brain is divided by staining and impregnation well differentiable into two parts. The outer part is the cortical substance of a smaller extent and the inner one is the larger fibrous part. The cortical substance composed of nervous cells of different size, shape and group, totally surrounds the inner fibrous part. Some of the nerve cells are large, others quite small, but in every case they are unipolar. In the smaller cells the nuclei are relatively large and the cytoplasm extraordinarily little. The nucleus is large in the larger cells too, however, also the cytoplasm is relatively large. It has, in some case spumous structure and sometimes quite big granules. In the outermost part of the nuclei especially in the ganglia immediately under the nuclear membrane in both the smaller and larger ones the chromatin is grouped like pearl-string surrounding the whole nuclear substance. The granules, found in the larger cells, are oxiphyl nature, strongly staining with eosine and acid fuchsin and showing special argentophylia with impregnation. The processes of the ganglion cells are as a rule thin. They are not visible with staining methods, only the Gros-Cauna method could make them well discernible. Sometimes clots are seen on the cell processes. These clots can be followed on the processes, especially on the larger ones, till the central fibrous substance. The cells form groups. In some groups the cells are identical as to size and structure. In the brain of the swimming beetle the following groups show characteristics. Group with large unipolar cells on both sides of the central bend. In the protoplasm of these cells there are regular argentophyl granules. The larger granules are rounded and situated in the outermost part of the cell immediately under the cell membrane. These cells named by Holste "giant cells" are neurosecretary cells in which the granules, botton-like knots, gather on the surface of the cells resulting finally the neurosecretum. We'll come back to this later (Fig. 1). Characteristic groups are formed by the cells of the fungoid-body. Three of such groups were found on both sides of the brain, the central, the inner and the lateral group. Special cell group seems to be on both sides lateral to the corpora pedunculata, and the ventral side of the lobus opticus. On the dorsal side of the protocerebrum right and left by the dorsal bend seems to be an other cell group. It is situated in the cortical substance far from the above mentioned cell group containing argentophyl granules. The cells of the ganglia roughly are as large as those of the brain, but don't form so many groups, and the number of the cells naturally less. Two cell types are found in the ganglia: large and small cells. The large cells agree in size with the giant cells and their shape and structure are similar too. Difference is in the strongly spumous structure of the cytoplasm, which is surrounded as pearlstring system with vacuoles. We can see argentophylia of the cells but here it is not so strong as in the cells of the protocerebrum. The stained and impregnated picture are seemingly in favour of the neurosecretion. The neurosecretary cells form groups in the ganglia of the thorax. 4—5 are the number of these groups and we count 3—9 cells in one group and in one section. The processes of the cells travel to the fibrous part of the ganglia and proceed on. The large cell groups are surrounded by the little ones containing little cells. These little cells like the large ones have compact nuclei and granules in their periphery.

The fibrous substance of the brain consist of only fibres, arranged here and there into specific bundle. Among the fibres little or larger nuclei may appear, these are not the nuclei of the ganglion cells but probably nuclei of the connective tissue cells following the tracheasystem and the holes in the fibrous substance. Some of the nerve bundles are loose, the others are dense, they run in different and well isolated pathways connecting the parts of the brain. No doubt that the function of these connecting bundles is similar to that of the tract of the central nervous system in the vertebrates, therefore we can call them here also "tract" (Fig. 2). The structure of the fibrous system in the ganglia is similar to that of the brain. The difference that here are the areas, tracts and trunks isolated by the cells, a part of which serves the afferentation while an other one the efferentation and the third the ganglia connects with the brain.

On the basis of the facts mentioned above can be rightly said that the central nervous system of the insects is similar to the structure of the highest nervous center except that, the gray nuclei are absent in the brain of the insects. The basic units of the central nervous system of insects are neurons, consisting of cell body of different size with a single process. Consequently we can not use here the dendrit and neurit terms. The function of the process substrate is in good agreement with the cell protoplasm and it is able equally to transmit afferent or efferent impulses. So it is very difficult to decide, are there neurit or dendrit, or not, where are their beginning or endings. I met frequently with the dendrit or neurit terms in the different books speaking about the nervous system of the insects, but I can not understand what is the basis of it. According to the preparations one cell has only one process, and we did not find its branching after the cell body is left. We observed the branching only in the fibrous substance especially in the area where a tract is connected to a higher center of the fibrous system, such as it is the central body and the trabecula of the corpora pedunculata. Neurofibrils are seen neither in the cells nor in the processes. The synapses are seldom visible. We can observe many knots in the fine fibrous system but we are not sure—not even with immersional magnifications—whether these are fine endknots or varices. There is no plasmatocal or processional fusion between the cells, no anastomosis between the fibres. The fibres have separated structure independent of one other in the finest fibrous system too. Therefore can be stated that in spite of the lower development the central nervous system of the insects is built from neurons, so the neuron concept is also here valid.

Histochemical examinations. We demonstrated in general more lipid in the brain than in the ganglia, namely acid lipids are more significant quantity in the brain than in the ganglia, situated only on the periphery, but the neutral lipid is missing in the brain and insignificant is its quantity in the ganglia. Acetalphosphatide is found in large quantity in both the brain and the ganglia but exclusively in the central fibrous part. Alkaline phosphatase was in both the brain and the ganglia in the cellular and fibrous part alike. Acid phosphatase is found in large quantity in the brain and the ganglia but only in the peripheral part. The cells of the ganglia contain very many granules from the sulphidril and disulphid groups. Acid mucosaccharide granules were demonstrated in the brain cells. Glicogen also occurs in larger quantity in both the brain and ganglia. The desoxiribonuclein acid was found in the nuclei, in both the

Explanation of the table XII:

Fig. 1. *Dytiscus marginalis*: Nervous cells of the protocerebrum from the cortical substance dorsally; a) cytoplasm; b) nucleus; c) cell-process; d) argentophyl granules, Bielschowsky-Gros-Cauan method. 1800 $\times$ microscopical magnification photographically reduced to $\frac{1}{2}$.

Fig. 2. *Dytiscus marginalis*: protocerebrum. A part from the fibrous substance. a) thick fibre; b) thin fibre; c) varices; d) nervous plexus; e) ramification; f) nerve bundle, Jabonero method. 1350 microscopical magnification photographically reduced to $\frac{1}{2}$.

A. ÁBRAHÁM:

Histological, histochemical and cytological investigations on the central nervous system

Fig. 1.

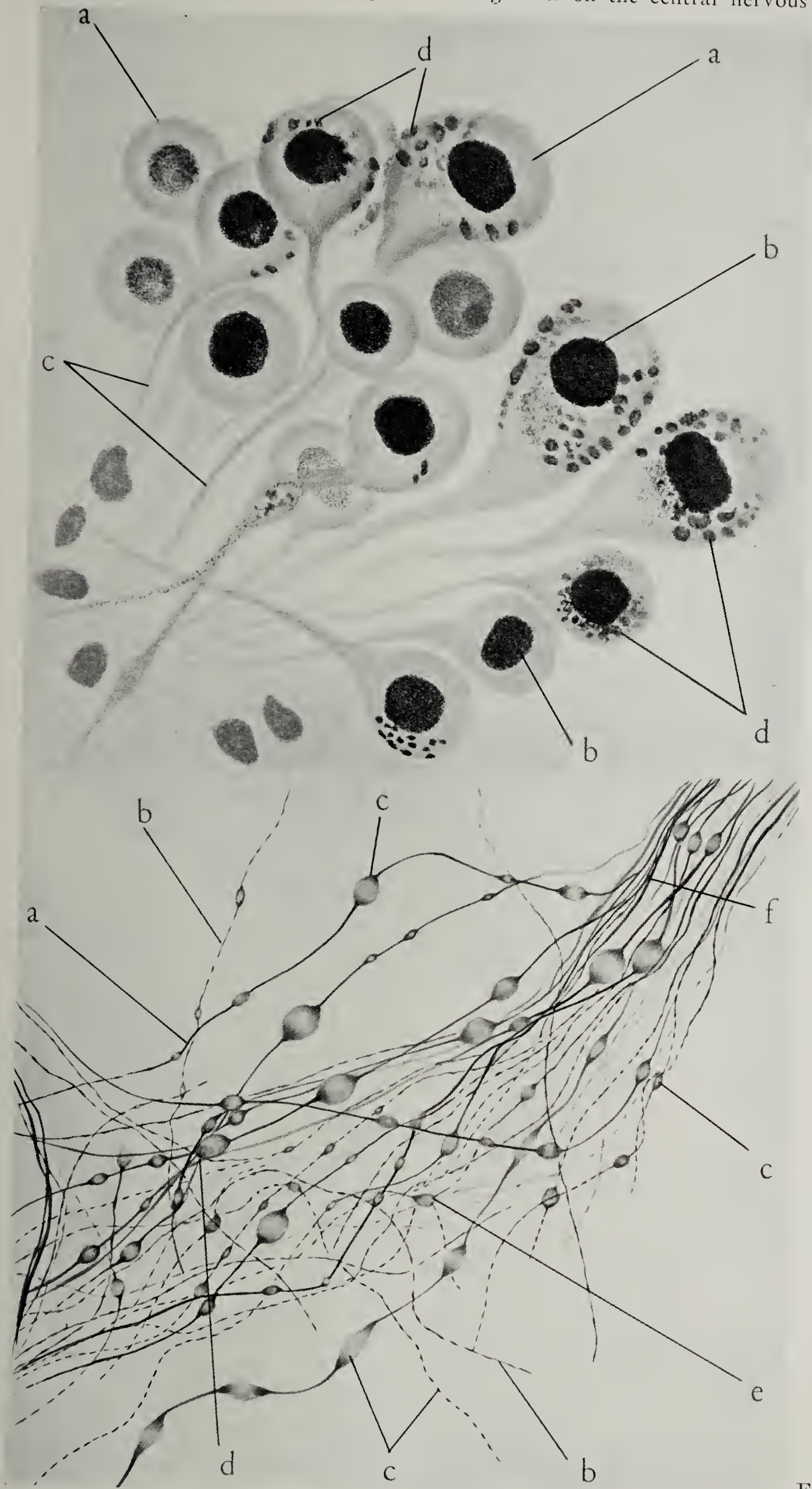
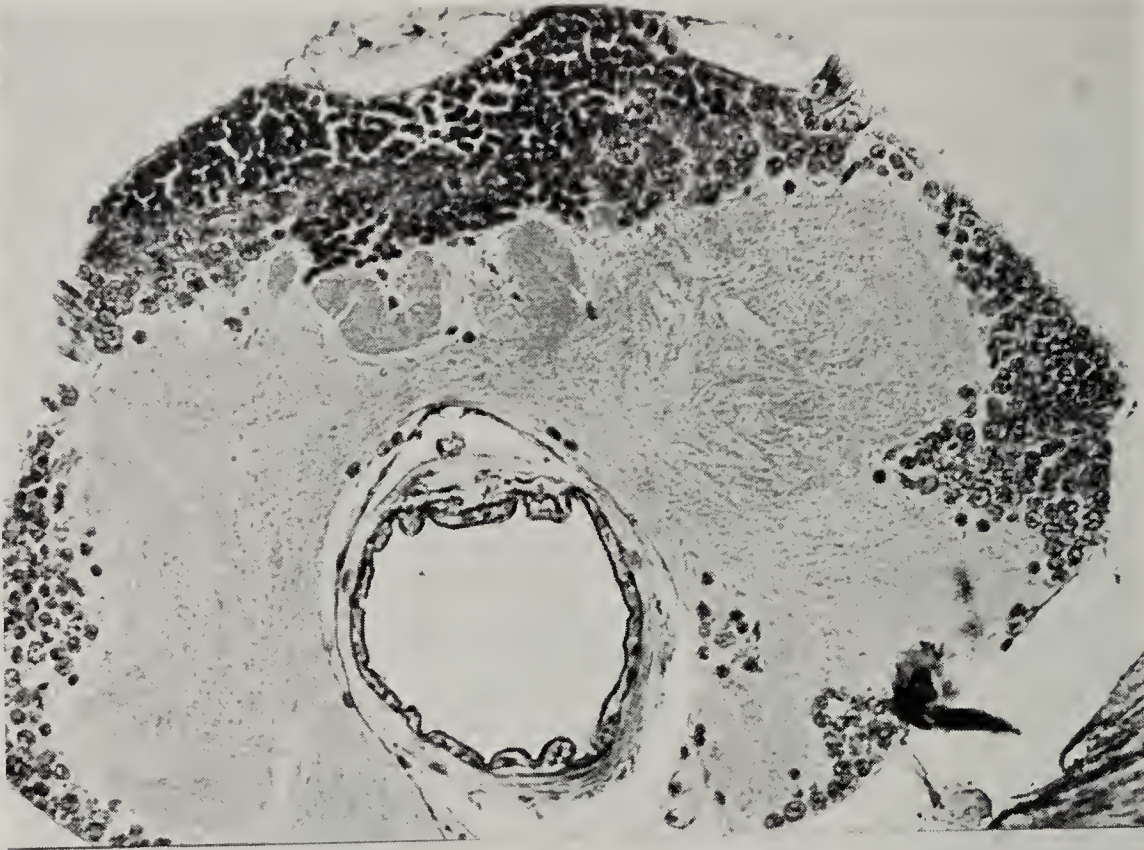
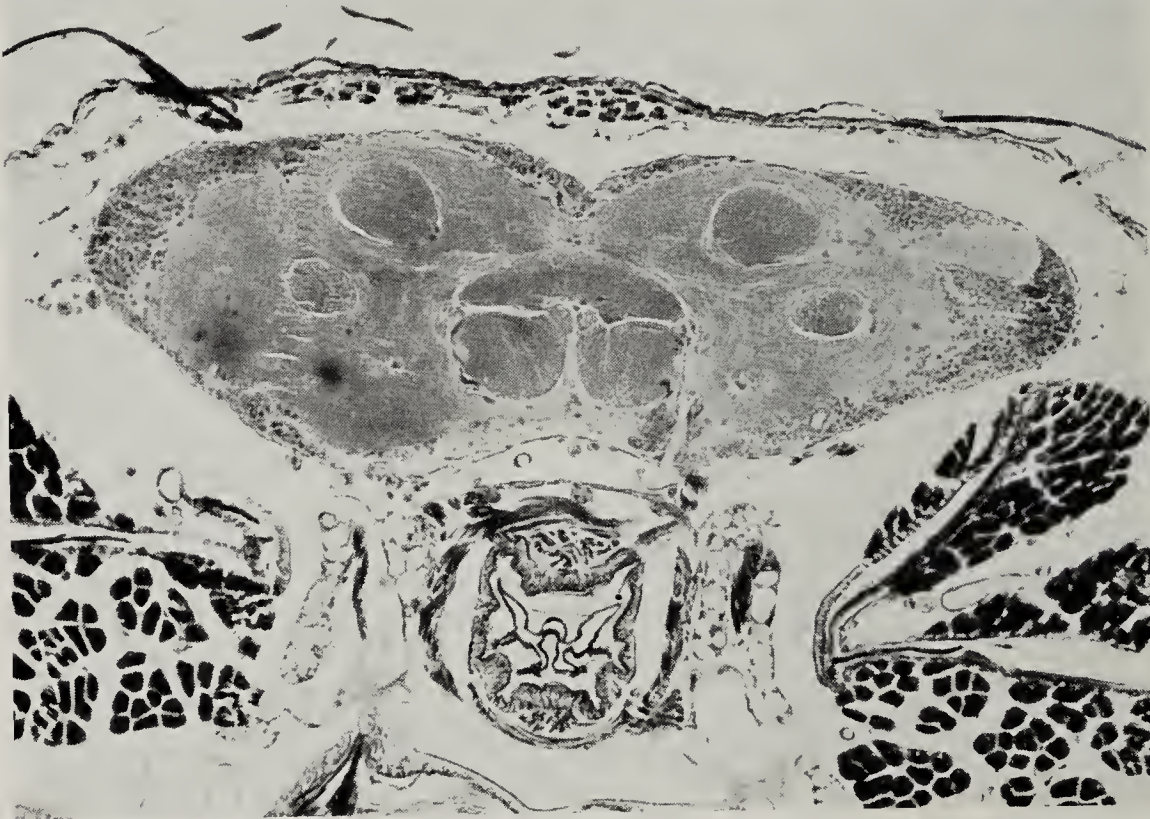


Fig. 2.

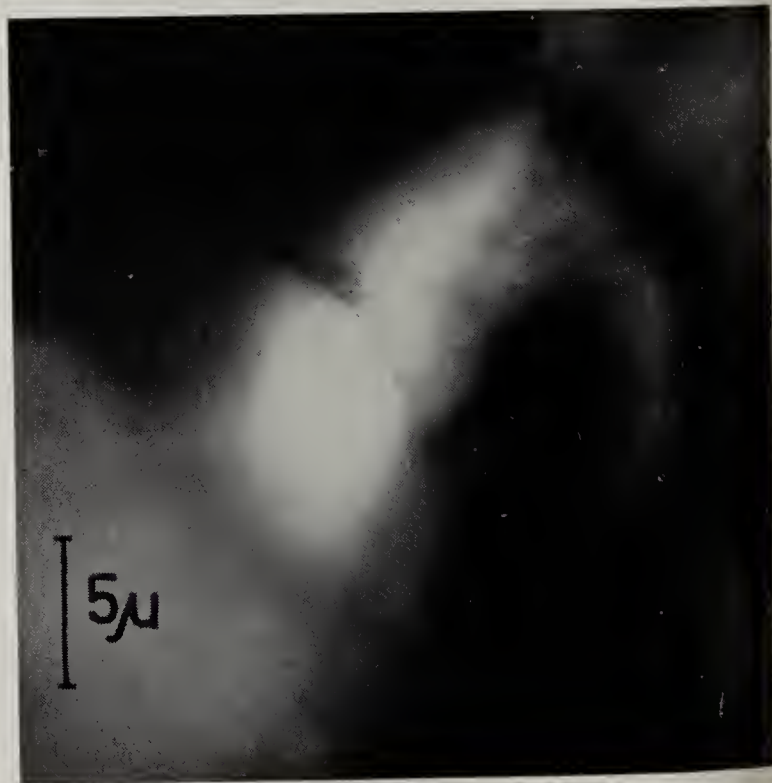
HABIB A. ZUBERI:

Etude comparative de
la structure du Cerveau
des TermitesFig. 1. T. S. — Soldat
nasuti de *Trinervitermes*
avec les racines posté-
rieures en forme d'«S».Fig. 2. T. S. — Ouvrier
d'*Anacanthtermes*. On
voit les racines posté-
rieures avec ses tubercu-
les près de Corps Central
qui a ses propres tubercules.

BRUNHILD STÜRCKOW:

Histologische Untersuchungen am labellaren
Chemorezeptor von *Calliphora* und *Phormia*

Abb. 2. Sicht von proximaler Seite in das Lu-
men des Haarbalgs. Die Faser des Sensillum
campaniforme löst sich in halber Höhe des Sco-
lops von diesem (rechts) und zieht an den Rand
des Sockels. Dort verbreitert sie sich. (Zupf-
präparat nach Stückfärbung mit Methylenblau,
Aufnahme mit Rotfilter hergestellt.)



brain and ganglia. Ribonuclein acid is also occurred in the brain and ganglia, more quantity in the cytoplasm than in the nuclei of the ganglion cells. Cholinesterase activity is shown in both parts of the brain and in the ganglia as well. The activity of the succinic dehydrogenase is stronger in the brain than in the ganglia. Iron was found in the nerve cells of the brain and ganglia. Calcium was present in both the brain and ganglia but only in the central fibrous part and not in the cells.

Cytological examinations. Mitochondria appear in the form of smaller and larger granules with the different staining methods. They are situated in the cytoplasm, sometimes in the periphery of the cells and quite rarely outside the cells. The Golgi bodies were seen only with the Aoyama method as elliptic discs or as ringlike knots-group. They were here not so well visible as in the other cells with the methods generally used. The Nissl bodies, in the form of smaller and larger granules were readily stainable with tolluidin blue or gallocyanin. In the protocerebrum medially, where the brain parts are connected, there are lengthy large cells, functioning as neurosecretary cells. In all probability the large cells of the ganglia, mentioned above, give also secretum, but these cells don't show the usual positive reaction with chromhaematoxin-phloxin. We found neurosecretary cells in the brain of the mole-cricket (*Gryllotalpa vulgaris*) may-bug beetle (*Melolontha melolontha*) and the rose-chaffer beetle (*Cetonia aurata*) too.

DISCUSSION

B. BACETTI: Nelle immagini di impregnazioni che si ha mostrato ogni neurone appare chiaramente peduncolo. Vorrei conoscere quale è la sua opinione in merito alla costituzione del neurone degli Insetti quale è stata concepita da Zwawarzin, Hanström, Beccari ecc.

V. B. Wigglesworth: I believe that some of the large varicosities on the axons are artifacts of fixation but some mark the situation of the mitochondria. In the nervous system of *Rhodnius* the axons with a diameter of less than 0.5μ are too narrow to contain mitochondria, the site of every mitochondrion is indicated by fusiform enlargement or varicosity on the axon.

ETUDE COMPARATIVE DE LA STRUCTURE DU CERVEAU DES TERMITES

HABIB A. ZUBERI

Laboratoire d'évolution des êtres organisés, 105 Bd. Raspail, Paris 6 e

(Voici table XIII)

Pour avoir une idée d'ensemble sur la structure du Cerveau et plus particulièrement sur ses connexions nerveuses fibrillaires, nous avons étudié des types variés de Termites choisis dans des familles différentes. Pour mieux apprécier les modifications intra-spécifiques et inter-spécifiques, nous avons fait une étude comparative, qualitative ainsi que quantitative, de leurs diverses castes. (1) Les espèces examinées sont énumérées ci-dessous:

1. Famille des *Mastotermitidae*: *Mastotermes darwiniensis* Frogatt.
2. Famille des *Hodotermitidae*: *Anacanthotermes ochraceus* Burmeister.
3. Famille des *Termitidae*: *Microcerotermes edentatus* Wassmann (*Microcerotermitinae*)
Ancistrotermes latinotus Silvestri et A. Crucifer, Sjöstedt (*Macrotermitinae*)
Bellicositermes natalensis Havilland (*Macrotermitinae*)
Trinervitermes tchadensis Sjöstedt (*Nasutitermitinae*).

Dans ce qui va suivre nous bornerons à décrire les modifications du Cerveau, en rapport avec le polymorphisme et laisserons de côté la structure détaillée du Cerveau.

Les modifications Inter-spécifiques et Intraspécifiques

Nymphes et Sexués : La structure du Cerveau des Nymphes et des Sexués est assez constante et ne manifeste pas de modifications spectaculaires. Les points suivants sont à noter :

1. Les calices des deux côtés ne sont jamais complètement séparés. Chez *Mastotermes darwiniensis* on observe une tendance des calices à se séparer, mais leurs parois intérieures sont encore jointes en leur milieu. Ces observations sont en accord avec celles de Hanström (2).

2. Les trois lobes optiques sont développés chez les nymphes de toutes les espèces. De ces trois lobes, le lobe médian est toujours le plus développé, le lobe interne le moins développé.

3. Les deux nerfs ocellaires sont bien développés chez les castes en question sauf chez les sexués de *Mastotermes* et ceux d'*Anacanthotermes*. Les faisceaux de fibres de ces nerfs sont plus gros chez *Bellicositermes* et *Ancistrotermes* que chez *Trinervitermes* et *Microcerotermes*. Les fibres provenant des ocelles pénètrent dans le protocérébron entre le corps central et la commissure dorsale postérieure ou Pons-cerebralis près du cauliculus. La plupart des fibres de ces nerfs se perdent près du lobe secondaire mais quelques-unes vont jusque dans les lobes antennaires. Cette liaison entre la périphérie du glomeruli antennaire et des fibres du nerf ocellaire n'avait pas été observée chez les Termites (Zuberi, 1959 [a]).

4. Les sexués d'*Anacanthotermes* possèdent, à l'extrémité de leurs racines postérieures, près du corps central, une petite portion nettement détachée et bien visible: c'est le tubercule de la racine postérieure. Chez *Reticulitermes flavipis* Kollar, Thompson (3) a décrit les tubercules des racines postérieures, mais ces tubercules d'après elle, sont rattachés au corps central et sont confondus avec les tubercules de celui-ci. Chez *Anacanthotermes*, les tubercules en question sont différents et très distincts de ceux du corps central. Dans cette espèce, en effet, comme chez toutes les autres énumérées ci-avant, le corps central possède ses propres tubercules, totalement séparés des racines postérieures.

Chez les autres espèces les racines postérieures sont privées de ces tubercules.

Hanström (2), chez *Termopsis nevadensis* n'a, lui aussi, décrit que les tubercules du corps central mais n'a mentionné les tubercules des racines postérieures ni chez cette espèce, ni chez *Mastotermes darwiniensis* dont il a parlé dans son dernier travail (1940).

5. Chez toutes les espèces nous avons observé que les racines ventrales ou motrices des nerfs antennaires sont reliées à travers les connectifs circumoesophagiens au ganglion sous-oesophagien.

Jawalowski (4), chez *Vespa Germanica*, a décrit une connexion entre l'antenne, le tractus ocellaire et le ganglion sous-oesophagien.

Les lobes olfactifs sont bien développés et reliés à tous les centres importants du cerveau.

Ouvriers et Soldats : Le Cerveau est à peu près semblable dans ces deux castes. En effet, comme l'a montré Noirot (5), les ouvriers peuvent se transformer en soldats par deux mues, ou encore soldats et ouvriers peuvent se différencier à partir du même stade larvaire.

1. Les lobes optiques chez toutes les espèces, à l'exception d'*Anacanthotermes*, sont réduits. On ne voit qu'une seule masse optique. Le nerf optique est également très réduit. Chez les ouvriers d'*Anacanthotermes*, cependant, les lobes optiques sont développés. Comme nous le savons, les ouvriers des *Hodotermitidae* possèdent des yeux composés. Mais au lieu des trois masses optiques, on en voit seulement deux, le lobe

interne étant presque inexistant. Le faisceau de fibres qui relie le lobe interne au ganglion antennaire est indiscernable. Chez les soldats et les ouvriers des autres espèces, cependant, cette connexion existe quoique réduite.

2. Les ocelles ainsi que les nerfs ocellaires sont absents.

3. Les lobes olfactifs sont bien développés et la racine motrice du nerf antennaire a son origine dans le ganglion sous-oesophagien. Les glomeruli antennaires sont reliés à tous les centres importants du Cerveau.

4. Les petits soldats ainsi que les soldats blancs et les grands soldats de *Trinervitermes* ont subi une modification considérable due à l'immense développement de la glande frontale. Chez les soldats nasuti de cette espèce, la masse cérébrale se trouve rejetée ventralement, ayant un peu basculé vers l'avant; en même temps ses deux parties latérales tendent à s'écarter l'une de l'autre.

Le pedonculus se trouve légèrement courbé vers l'extérieur au lieu d'être incliné vers le corps central, comme c'est le cas chez les neutres et chez les sexués. En outre, on voit souvent des fentes dans le pedonculus parce que les fibres issues des globuli qui constituent le pedonculus sont moins serrées que d'habitude.

5. Chez les ouvriers on ne voit pas ces fentes. Les racines postérieures chez les soldats nasuti de *Trinervitermes* sont très particulières; elles décrivent à leur jonction avec les pedonculi des trajets en forme de « S » (fig. 1). Une telle jonction des racines postérieures ne se retrouve chez aucune autre espèce. En effet, de telles racines postérieures n'avaient jamais été observées chez les Termites.

6. Chez les ouvriers de toutes les espèces les racines postérieures ont un trajet normal. Chez les ouvriers d'*Anacanthotermes* elles sont pourvues de tubercules, comme chez les sexués de la même espèce (fig. 2).

De tout ce que nous venons de dire, il découle

1. que les *Hodotermitidae* et les *Nasutitermitinae* (Termitidae) manifestent les différences inter-spécifiques et intra-spécifiques les plus grandes de la structure du Cerveau par rapport à un type moyen;

2. que les deux calices d'un côté sont toujours unis par une paroi commune;

3. que les glomeruli antennaires sont bien développés chez les diverses castes de Termites et sont reliés à tous les centres importants du Cerveau: ainsi, chez les Termites, les lobes olfactifs jouent, peut-être, un rôle plus important qu'on ne l'avait cru jusqu'ici;

4. que les fibres motrices du nerf antennaire vont à travers les connectifs circum-oesophagiens jusqu'au ganglion sous-oesophagien.

BIBLIOGRAPHIE

- (1) ZUBERI. a) C. R. Ac. Sc., t. 248, 1959, p. 288. — b) Ibid., t. 248, 1959, p. 3341. — c) Ibid., t. 250, 1960, p. 3506. — (2) HANSTRÖM. a) Z. morph. u. okol., 19, 1930. — b) Kungl. sv. vet. Akad., 18, n° 8, 1940. — (3) THOMPSON. a) Journ. Comp. Neur. 23, 1913. — b) Ibid., 26, 1916. — (4) JAWLOWSKI. a) Ann. univ. M. Curie-Sklodowska, Lublin (c) 3 1948. — (5) NOIROT. Ann. Sc. Nat., Zool. 11^e série, 1955.

DISCUSSION

RICHARD: La réduction des lobes optiques et des yeux chez les sexués royaux s'accompagne-t-elle de modifications importantes dans les voies optiques intra-protocérebrales?

ZUBERI: Le nerf optique ainsi que la masse externe est très réduit. Le faisceau de fibre que relie la lobe externe avec la glomeruli antennaire persiste quoique réduit.

RICHARD: Avez-vous étudié les modifications du système nerveux central au cours de l'ontogenèse des Termites des diverses castes?

ZUBERI: Oui.

ON THE CHEMORECEPTORS OF BLOOD-SUCKING CULICIDAE

LYDIA V. IVANOVA, M. Sc. (Biol.)

Senior Research Worker, Entomology Department, E. I. Martsinovsky Institute of Medical Parasitology and Tropical Medicine, USSR Ministry of Public Health

The study of blood-sucking *Culicidae* chemoreceptors is of great interest from a comparative physiology view-point due to sharp differences in biology of various species, i.e. different types of hunting habits, varied hours of daily activities, etc.

One of the important factors of the blood-suckers' biology, which determine the participation of some or other reflex reactions in search of victim, is a type of hunting. The significance of the type of hunting is well illustrated when comparing the reactions of *Ixodes persulcatus* and the Diptera.

As V. N. Beklemishev points out, these ticks are the ticks of prey on the watch: hungry ticks motionlessly sit waiting on vegetation and in search of victim mainly use two reflexological reactions—the negative geotaxis reaction that makes them crawl onto vegetation and the tactile reaction of indifferent attaching to any rough objects. Notwithstanding the presence of the Haller's organ these ticks show activity, based on the indications of distant chemoreceptors, only under definite meteorological conditions and when within a smaller radius from a motionless or less active victim. Usually after indifferent attaching to a victim the Haller's organ helps to find places on it accessible to bloodsucking.

In contradistinction to *Ixodes persulcatus*, as far as the Diptera (actively attacking blood-suckers) are concerned, many papers have proved their orientation to a victim at a distance, in which a decisive role is played by the distant chemoreceptors.

Despite the presence of essential differences in hunting methods of this large group of insects (for example, prevalence of visual rather than olfactory orientation to a victim in *Tabanidae* and some day-time species of *Aedes*) in the so-called "pre-bite" orientation, associated with the approach to a victim at a distance of several centimetres, different authors are of the opinion that they also as *J. persulcatus* use their distant chemoreceptors.

Two main types of hunting are peculiar to the blood-sucking *Culicidae*, namely: the hunting after small dispersed victims and the hunting after their large collections. The main malaria carriers, who are distinctive of sharply expressed olfactory orientation, belong to the hunters after large collections of victims. In evidence of this fact is their utilization of air currents in search of victims.

I have been studying the morphology and physiology of the chemoreceptors of some Moscow species belonging to the genera *Aedes*, *Culex*, *Monsonia* (specialized hunters after small victims) and *Anopheles* (*A. maculipennis*—the hunter after large collections of victims and *A. bifurcatus*—closely resembling the first genera as to the type of hunting).

Investigations have been made on the immobilized, free-crawling (with their wings removed), and free-flying mosquitoes with normal or removed groups of chemoreceptors located on the head appendages. Prior to the experiment all the mosquitoes had been given 5 per cent glucose solution. Experiments have shown that in the mosquitoes (with their antennae and maxillary palpi removed) the labellae contact with 1 per cent solutions of sulphuric, hydrochloric acids and acetic acids after a period ranging from 1 to 3 seconds results in jerking back the proboscis and in moving the legs. When the labellae gain contact with water and 1 per cent solution of quinine the jerking-back reaction comes after 35—40 seconds.

During the experiments with the labella contact chemoreceptors I have succeeded in observing the change of the reaction sign depending on the concentration of substance. The labella contact with 60°—70° ethyl alcohol and 1 per cent acetic acid has resulted in jerking back the proboscis after 2—5 seconds. Contact with 10 per cent alcohol and with approximately 0.05 per cent solution of acetic acid does not provoke quick pulling-back of the proboscis during 35—45 seconds. During the experiment many mosquitoes have started moving their labellae and attempted to drink.

Especially clear-cut positive reaction to diluted concentrations of alcohol has been obtained in the male mosquitoes.

Differences in the duration of the latent period of the reaction during the labellae contact with various substances indicate the presence of the labella contact chemoreceptors in mosquitoes. Morphologically they are 5—7 (their number is different in various species) thin-walled setae with blunt ending (of the trichoid sensillae type) arranged in a row along the inner side of each labella.



Fig. 1. Culicidae distant chemoreceptors on maxillary palpi, a) Male *A. maculipennis*; b) Female *A. maculipennis*; c) Male *Aedes communis*; d) Female *Aedes vexans*.

Touching the antennae and maxillary palpi of the *Culicini* females will stimulate tactile reaction, (in the antennae it is expressed by hardly noticeable movements, while in the maxillary palpi it is manifested by active palpating movements) which comes to an end in several seconds. The antennae and maxillary palpi contact with non-aromatic substances of different chemical classes (water, 0.1 per cent and 1 per cent solutions of sulphuric and lactic acids, quinine, glucose, sodium chloride) has not shown apparent distinctions in the reaction latent period; in 20—25 seconds after the contact with any of the above-listed solutions the antennae and maxillary palpi have sought to discontinue the contact. The absence of differences in the duration of the reaction latent period during the antennae and maxillary palpi contact with non-aromatic substances of different chemical classes points out the fact that these organs do not have contact chemoreceptors.

When studying the functions of distant chemoreceptors it has been ascertained that the approaching of wood fibre, moistened with ethyl alcohol, dimethyl phthalate, or some other repellents, to the antennae and maxillary palpi of the immobilized mosquitoes at a distance of from 3 to 5 millimetres will stimulate the movement of antennae and maxillary palpi, the bending-back of proboscis, and sometimes even general reaction—the movement of legs.

This reaction fails to start during the approaching of non-aromatic substances and at the alcohol concentration below 30 degrees.

When increasing the alcohol concentration from 30° to 70° the reaction latent period decreases. When raising the alcohol concentration from 40° to 60° the reaction latent period decreases approximately 4 times. Increasing the alcohol concentration above 70° has not given apparent reduction of the reaction latent period. Approaching the aromatic substances to the last segments of the tarsi of the first, second, and third pairs of legs has not stimulated the movement of antennae, maxillary palpi, proboscis, and tarsi. These experiments have confirmed the absence of distant chemoreceptors on the tarsi.

After the removal of 10 to 11 segments of the antennae and partial varnishing over the maxillary palpi, the *Culicini* females have failed to respond to 50° ethyl alcohol and the reaction latent period at 60° and 70° alcohol has sharply become prolonged.

To study the localization of distant chemoreceptors, phototaxis, peculiar to mosquitoes, has been utilized. Mosquitoes with normal chemoreceptors, with removed labellae, removed antennae, removed antennae and maxillary palpi, and with removed maxillary palpi, antennae, and labellae have been admitted by turns to two gauze cages (75 by 40 by 40 cm.) lit on one side.

One cage on the illuminated side has been wetted with 0.5 cub.mg. acetone solution diethyltoluamide, while the other has served as a reference cage. Experiments have shown that mosquitoes with normal chemoreceptors almost do not fly up to the illuminated side painted with a repellent.

The removal of a third of the proboscis in all species has not changed the reaction to a repellent. The removal of the antennae, especially in various species of *Culicini* has not caused the relaxation of the respond to a repellent. In contradistinction to that, the removal of the antennae and maxillary palpi in all species of the mosquitoes has called forth the failure in responding to a repellent (some mosquitoes have been crawling around the surface painted with a repellent. These experiments have quite clearly shown the presence of distant chemoreceptors on the maxillary palpi of the *Culicinae* subfamily and possibly on the antennae of *Anopheles*. The texture of chemoreceptors on the maxillary palpi has been studied on the preparations treated with diaphanol and placed then into the For's liquid. They are thin-walled processes rising up from cup-shaped recesses lined with a fine cuticula. The distant chemoreceptors are on the maxillary palpi of the *Aedes*, *Culex*, *Monsonia*, and *Theobaldia* females—in the last segment, in the *Aedes* and *Culex* males—in the fourth segment, and in the *Anopheles* females—from the second to the fourth segment, while in the *Anopheles* males—in the fourth segment. The distant chemoreceptors on the maxillary palpi in all the species are turned with their apexes to the apex of the segment. In the *Anopheles* mosquitoes they are arranged in two rows along the segment. In the *Culicini* females the chemoreceptors are only in the last segment of the maxillary palpi covering the whole of its surface and not forming the correct rows. Their number is different in various species.

In comparison with the maxillary palpi the greater generic differences are marked in the texture of the antennal sensillae. On the antennae of the examined genera *Anopheles* a more complicated set of olfactory endings, represented by three types of sensillae (in *Culicini*—by one type only), was found. In the *Anopheles* females they are encountered from the third to the fifteenth segment of the antennae, while in the *Anopheles* males in the 14th and 15th segments only. The set of sensillae does not differ from the females of the given genus. It is characteristic of the males of all examined species to have a smaller number of olfactory endings.

It is known that the *Aedes* females deposit the eggs not on the surface of water but on wet soil, frequently under the wet shed leaves. It has been determined that the females of some insects (for example, *Locusta*, *Ephialtes*, and others) have the organs of chemical sense on the ovipositors and the abdomen appendages.

I have decided to ascertain whether the *Aedes* females also have some chemical sense organs on their cercae. To this end the s/g *Ochlerotatus* females have been utilized. As the experiments have shown these species cercae contact with any object stimulates tactile reaction: the cercae start moving as if palpating the object of contact. Then, depending on the object with which the contact is gained, the cercae reaction

changes. The contact with dry wood fibre and dry cotton wool, after palpating them for 5 to 10 seconds, causes the cercae to draw in and even to bend the last segments of the abdomen. The same reaction but even more prompt reaction (after 2 to 5 seconds) takes place during the cercae contact with diethyltoluamides, 5% solutions of sulphuric and acetic acids, and others. On the contrary, the contact with 5 per cent glucose solution, filaments of green algae (taken from a natural water collection—the *Aedes* breeding place), and with cotton wool, moistened with water, after, at first, tactile reaction, results in the discontinuance of movements. In these cases the contact with the cercae lasted for about 40 to 60 seconds.

Considerable differences in the reaction latent period during the cercae contact with various substances make us consider as an established fact the presence of contact chemoreceptors on the cercae. Ecologically it seems to be well-grounded: apparently these contact chemoreceptors participate in the selection of places suitable for oviposition. It is supposed that morphologically they are the medium size setae of the trichoid sensillae type, protected by large highly sclerotic setae which are apparently tactile.

On the basis of morphological and physiological study of the chemical sense organs of blood-sucking *Culicidae* I consider that both the contact and the distant chemoreceptors in general agree with the description of other insects of proboscis forms.

INNERVATION ET DIFFERENCIATION DE L'ANTENNE CHEZ CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA, MEIGEN (Diptère)

JEANNE SCHOELLER

Nous savons l'importance du système nerveux pour le développement de certains organes au cours de la métamorphose des Insectes: Nüesch a montré par exemple que l'innervation est nécessaire pour déclencher le développement des muscles thoraciques chez *Televa polyphemus*. En ce qui concerne les organes sensoriels, les études déjà publiées portent surtout sur le développement de l'œil, qui apparaît plus ou moins autonome suivant les Insectes, les résultats dépendant vraisemblablement du moment où l'intervention a été faite. Ces publications n'apportent aucune donnée sur la morphogenèse de l'antenne; pour cette raison, j'ai étudié l'influence de l'innervation sur la différenciation de l'antenne d'un Diptère: *Calliphora erythrocephala* (Meigen).

Chez les Diptères supérieurs, la tête de la mouche se développe à partir de deux sacs frontaux (droit et gauche) situés à l'intérieur de la larve. L'ébauche de chaque antenne apparaît comme un épaississement de la paroi du sac frontal correspondant. Peu après la formation du puparium, l'ébauche de la tête se dévagine; les disques imaginaires ainsi devenus externes se différencient, formant le scape, le pédicelle, le troisième article et l'arista. Les différenciations du troisième article (sacculs, soies sensorielles, formations cuticulaires) permettent d'apprécier avec assez d'exactitude l'état de développement des antennes. Nos observations porteront donc sur le troisième article.

L'ébauche antennaire n'est pas innervée chez la larve. Il aurait été souhaitable de pouvoir faire varier expérimentalement l'innervation de l'ébauche antennaire en laissant cette dernière en place. Cela ne m'a pas été possible. J'ai dû recourir à la méthode classique de transplantation: un ou deux sacs frontaux (contenant l'ébauche non innervée de l'antenne) sont prélevés sur une larve disséquée dans du liquide physiologique de Beadle et Ephrussi; ils sont ensuite injectés à l'aide d'une micropipette dans l'abdomen d'une autre larve. Dans nos expériences, les hôtes et les donneurs sont des larves du même âge (3^{ème} stade, peu avant la formation du puparium). Les hôtes

sont ultérieurement disséqués, soit à leur éclosion¹, soit à différentes étapes de leur nymphose. L'origine de l'innervation de l'antenne est contrôlée, puis le greffon est fixé pour une étude ultérieure.

Par cette méthode, il m'a donc été possible de modifier l'innervation qualitativement et quantitativement, sans que le nerf antennaire lui-même ait pu exercer son action.

Nous avons publié en 1956 une première étude des antennes transplantées. Tous ces greffons examinés à l'éclosion de l'hôte, apparaissent reliés au système nerveux central par une ramification du nerf abdominal terminal. Nous avons montré que la différenciation typique de l'antenne est conditionnée par cette innervation. Lorsque l'innervation est insuffisante, la structure des saccules est anormale, le nombre des sensilles dans les saccules est réduit; s'il n'est pas innervé, le troisième article est une masse cellulaire indifférenciée. Cependant, la différenciation des organes sensoriels de l'antenne n'est sûrement pas sous la dépendance d'une action *spécifique* exercée par un nerf d'origine cérébrale: en effet, nos expériences prouvent qu'un nerf abdominal peut jouer le même rôle morphogénétique que le nerf antennaire lui-même.

1. L'innervation est-elle nécessaire pour que le développement commence (c'est le cas pour les muscles thoraciques de *Telea polyphemus*); est-elle seulement indispensable au maintien des structures ?

Nous avons examiné des ébauches antennaires transplantées dans des larves, puis prélevées à différentes étapes de la nymphose de l'hôte. Aucune différenciation n'apparaît, à aucun moment, dans une ébauche non innervée. Le troisième article d'assez nombreuses ébauches antennaires transplantées est innervé seulement dans sa partie proximale, qui est alors différenciée; la partie distale non innervée ne présente jamais ni différenciations sensorielles ni formations cuticulaires.

Chez les Insectes, l'origine périphérique des nerfs sensitifs a été décrite, notamment par Henke et Rönsch (1951); elle a été démontrée par Wigglesworth (1953). Jusqu'à présent je n'ai pu observer la croissance centripète des neurones sensitifs dans l'antenne de *Calliphora*; d'après les résultats de nos expériences, il semblerait que cette croissance exige la pénétration préalable de l'ébauche antennaire par d'autres fibres nerveuses.

Aucune structure cuticulaire n'apparaît si l'ébauche antennaire transplantée n'a pas reçu de fibres nerveuses. A l'éclosion de l'hôte, le troisième article d'une antenne greffée est blanchâtre, s'il n'est pas innervé, tandis qu'il est brun foncé dans l'appendice normal. A l'examen histologique, la partie blanche du greffon apparaît simplement limitée par une fine membrane et non par une cuticule typique. L'hypothèse d'une mauvaise circulation de l'hémolymph à l'intérieur de l'ébauche et, par suite, d'un apport insuffisant de substances hormonales aux cellules, doit être écartée. Certaines ébauches antennaires non innervées restent compactes, mais dans la plupart des autres cas, les antennes transplantées ont une large cavité centrale; elles peuvent cependant présenter des régions sans fibres nerveuses et sans aucune formation cuticulaire.

Une innervation apparaît donc nécessaire pour déclencher la différenciation des organes sensoriels et des structures cuticulaires de l'antenne.

2. Activité mitotique dans les greffons en l'absence d'innervation

Dans l'ébauche antennaire normalement innervée, les mitoses sont nombreuses pendant les 3 jours qui suivent la formation du puparium; leur nombre diminue ensuite et devient nul 12 heures plus tard.

¹ 11 jours après la formation du puparium à 24° C.

Les ébauches non innervées présentent de nombreuses mitoses. L'absence d'innervation n'inhibe donc pas l'activité mitotique. Je n'ai pu cependant évaluer si cette dernière était normale du point de vue quantitatif. Il nous paraît important de signaler que des mitoses sont observées pendant très longtemps dans les antennes ou portions d'antennes non innervées. Nous en observons par exemple jusqu'à 7 jours $1/2$ après la formation du puparium, alors que normalement l'ébauche antennaire de 3 jours $1/2$ n'en présente plus. Les mitoses sont situées à la périphérie de l'ébauche, comme dans tous les disques imaginaires typiques des Diptères. Signalons également de nombreux noyaux pycnotiques dans la partie profonde de l'antenne.

A la périphérie de certaines antennes non innervées, prélevées à l'éclosion de l'hôte, nous trouvons quelques noyaux d'assez grande taille, vacuolaires, avec souvent un gros nucléole. Nous ne connaissons pas leur signification et nous ne savons pas s'il y a un rapport entre leur présence et la durée anormale de l'activité mitotique.

3. Relations chronologiques entre l'innervation et la différenciation de l'antenne

Nous avons transplanté en même temps, dans un même hôte, les deux ébauches antennaires provenant du même donneur. Les hôtes et les donneurs sont du même âge. Lors de l'examen des greffons, au cours de la nymphose, nous avons observé un décalage dans la différenciation des deux antennes de la même paire: l'une effectue sa différenciation dans le temps normal, l'autre l'effectue avec un certain retard.

L'étude des sensilles des saccules et des formations cuticulaires du troisième article permet une évaluation assez précise de ce retard: suivant les cas, il peut être de quelques heures seulement, ou bien atteindre 24 heures. A l'intérieur d'une même ébauche antennaire, on peut également observer un passage progressif entre une région normalement différenciée et une région dont le retard peut atteindre 24 heures ou même davantage, malgré la présence de fibres nerveuses parfois abondantes.

L'ébauche antennaire qui présente un retard de différenciation ne semble pas le rattraper pendant les 7 à 8 premiers jours qui suivent la formation du puparium. En revanche, elle le fera pendant les 2 derniers jours de la nymphose (10^{ème} et 11^{ème} jour): les formations cuticulaires anormales attribuables à un retard de différenciation sont très rares dans les antennes prélevées à l'éclosion de l'hôte, et à ce moment, on n'observe généralement plus d'intermédiaire entre une différenciation normale et un état indifférencié.

Pour expliquer les retards observés dans la différenciation des ébauches transplantées, nous devons écarter l'hypothèse d'une diminution de l'apport nourricier; en effet, les sacs frontaux sont transplantés dans l'abdomen, où rien ne gêne la circulation de l'hémolymph; nous devons également écarter l'hypothèse d'une différence quantitative d'innervation: en effet, les ébauches peuvent avoir une innervation d'une importance comparable et cependant présenter des états variés de différenciation. D'ailleurs, une innervation insuffisante amène simplement une raréfaction des sensilles des saccules et de la paroi antennaire. A notre avis, le phénomène responsable des variations observées serait un retard plus ou moins important dans l'innervation de l'antenne: rappelons que les sacs frontaux contenant les ébauches antennaires ont été transplantés dans la région postérieure de l'abdomen des larves. Ils sont ensuite innervés par un nerf abdominal de l'hôte. Il est probable que dans certains cas, l'ébauche antennaire transplantée reçoit une innervation plus tardive qu'une ébauche demeurée en place (normalement, celle-ci est déjà innervée 10 heures après la formation du puparium). Il est très difficile de déceler à quel moment exact débute l'innervation; signalons cependant que plusieurs ébauches antennaires transplantées, puis prélevées 2 jours après la formation du puparium, ne présentent encore aucune innervation visible. Dans toutes les antennes préle-

vées 2 à 3 jours plus tard, le 2^{ème} article au moins est innervé. Je n'ai jamais obtenu d'antennes sans innervation au moment de l'éclosion de l'hôte; 3 antennes seulement sur 75 avaient alors un 3^{ème} article non innervé. Bien que fragmentaires, ces données permettent de penser que l'innervation de certains greffons doit s'établir avec un retard assez important, fréquemment de l'ordre de 24 heures. Rappelons que la différenciation de l'antenne est alors simplement retardée, mais pas inhibée. Il faut donc penser que les territoires de l'antenne conservent un certain temps (au moins 24 heures) leur réactivité à l'égard de l'action morphogénétique exercée par les fibres nerveuses. La période de « compétence » de ces territoires paraît donc assez longue.

CONCLUSION

Nous avons établi que l'innervation est nécessaire à la différenciation de l'antenne de *Calliphora*: en son absence, il n'apparaît ni éléments sensoriels, ni formations cuticulaires. Il nous paraît intéressant de souligner cette sorte d'action « trophique » que le système nerveux exerce sur la formation de la cuticule et de ses différenciations. L'activité mitotique dans les ébauches antennaires non innervées est perturbée; elle se prolonge pendant très longtemps; ceci est vraisemblablement lié à l'absence de différenciation. Nos résultats, relatifs à un organe sensoriel de Diptère, concordent avec les faits démontrés par Nüesch au sujet des muscles thoraciques d'un autre insecte. Le rôle du système nerveux au cours de la métamorphose des Insectes est donc très important.

D'après nos résultats expérimentaux, l'ébauche antennaire de *Calliphora* garde assez longtemps ses potentialités de différenciation: un retard d'innervation n'empêche pas le développement, mais le retarde seulement.

DISCUSSION

Question: Vous avez montré l'existence de nombreuses pycnoses. Peut-on parler de dégénérescence de cet épithélium?

SCHOELLER: Je ne pense pas, car dans le développement normal de beaucoup d'organes d'Insectes, lorsque l'activité mitotique est importante, on trouve en même temps de nombreuses pycnoses. Leur présence doit être due à l'état compact de l'ébauche. Je n'ai pas observé d'état final de dégénérescence.

WIGGLESWORTH: Nous avons observé la même chose chez les Hémiptères et les Lépidoptères.

SCHOELLER: (en réponse à une question posée) Je pense que des fibres nerveuses doivent pénétrer dans l'ébauche antennaire pour que la croissance centripète des fibres nerveuses sensorielles puisse se faire.

RICHARD: Y a-t-il une influence du territoire de transplantation sur la ré-innervation de l'antenne? — Quelle est l'importance numérique des organes sensoriels en comparaison avec une antenne normale.

SCHOELLER: J'ai toujours effectué les transplantations dans la région abdominale de l'hôte — dans une région plus antérieure, les organes de l'hôte gêneraient la croissance du greffon. Les antennes transplantées sont généralement plus petites et montrent des déformations, aussi n'est-il pas possible de compter les sensilles d'une manière précise.

RICHARD: Avez-vous observé des différences dans l'organe de Johnston?

SCHOELLER: L'organe de Johnston contient souvent un nombre réduit de scolopidia.

St. KOZLOWSKI: La question adressée à Mlle. Schoeller. A mon avis l'anوس forme un centre architectogénétique à part. Il préside à la formation de la lagune viscérale. Chez les Insectes étudiés par Mlle. Schoeller la différenciation des antennae transplantées dans la partie annale du corps est peut-être due à l'action de ce centre mal approprié à la formation des antennes céphaliques.

SCHOELLER: Dans mes résultats d'expériences, j'ai obtenu des antennes normalement différenciées.

- M. RICHARD (en réponse à M. Kozlowski): Une de mes élèves, Madame Urvoy, opère sur des larves de *Blabera cranifera* des transplantations d'antennes dans des territoires postérieurs à la tête et des transplantations de pattes dans des territoires céphaliques. Elle observe que les antennes placées dans une région céphalique antennaire gardent d'abord leur plans d'innervation propres mais acquièrent ensuite au cours des mues le plan d'innervation des appendices du territoire où elles ont été transplantées.
- B. BACETTI: Nell epitelio non innervata, altre alle ammalmente numerose mitosi sono osservabili molti nuclei picnotici. Ha mai osservato carioressi e ritiene possa parlarsi di una vera degenerazione cellulare?
- A. NIELSEN: You think that the transplanted antenna do not develop sensilla, because they do not become innervated. Quite on contrary, I think that they transplanted antenna do not become innervated, because they do not develop sensilla. It is a well-known fact that the neurons of the mayor, distal part of the antennal nerve are the sensory cells situated in the antenna itself.

SINNESORGANE BEI AMEISENLARVEN (Form. Hym. Ins.)

GERHARD SCHMIDT

Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg

Im Rahmen von Untersuchungen über den Spinnmechanismus der Ameisenlarven wurden am Kopfende Organe beobachtet, die für die Anfertigung der Puppengespinnste von Bedeutung erschienen. Einen kurzen Hinweis auf diese meist kegelförmigen Organe bei Myrmicinen lieferte bereits Trabert (1957). Er wies auf den Geschlechtsdimorphismus dieser Organe hin. Über die Anatomie und Histologie sowie ihre Bedeutung waren in dem mir zur Verfügung stehenden Schrifttum keine Angaben zu finden. Dies führte zu eingehenden Untersuchungen über die Sinnesorgane der Camponotinen (Schuppenameisen), die gegenüber den Myrmicinen (Knotenameisen) ein Puppengespinnst anfertigen. Insbesondere wurden die Larven von *Formica polycтена* Foerst., *Serviformica rufibarbis* Fabr., *Camponotus ligniperda* Latr. und *Lasius alienus* Foerst. untersucht.

Bekanntlich besitzen die Ameisen augenlose eucephale Larven mit rudimentären Mundwerkzeugen; Beinanhänge fehlen. In der Nahrungsaufnahme sind sie als soziale Insekten auf die Fütterung durch die Arbeiterinnen angewiesen.

Bei einer näheren Betrachtung der Kopfregion lassen sich deutlich kegelförmige und borstenähnliche Organe erkennen. Eine genaue topographische Untersuchung zeigt, daß die Maxillen auf jeder Seite zwei kegelförmige Organe tragen (Abb. 1). Weiterhin liegen auf dem Labium an jeder Seite der Spinndrüsenöffnung zwei weitere Kegelformen, die bei den Myrmicinen fehlen können. Am apikalen Pol sitzen kleine Stiftchen, die die Organe als Sinneskegel prädestinieren. Weiterhin findet man, besonders angereichert am Kopf, aber meistens über den ganzen Körper verteilt, Borsten von sehr unterschiedlicher Gestalt, worauf bereits Trabert (1957) hinwies. Bei *F. polycтена* konnten Grubenkegel festgestellt werden, *Lasius alienus* besitzt dort, wo bei Insekten normalerweise die Fühler sitzen, mehrere schon morphologisch sichtbare, kleine flache Sinneskegel.

Zur Erforschung der histologischen Struktur dieser Organe wurden die Larven nach Carnoy fixiert, in Paraffin eingebettet und die Paraffinschnitte neben einigen Spezialfärbungen im wesentlichen mit Hämalaun-Eosin gefärbt. Nach Möglichkeit wurden Altlarven verwendet. Die erwähnten Sinnesorgane sind in Abb. 2 zusammengestellt und lassen sich aufgliedern in

a) *Maxillarorgane*: Diese bei allen untersuchten Ameisenarten paarweise auf jeder Seite vorhandenen Organe sind wiederum histologisch verschieden.

Das *äußere Sinnesorgan* (M 1) besitzt 4—6 nach außen mündende Sinnesstiftchen, die mit einer bei den untersuchten Arten unterschiedlichen Zahl von Sinneszellen in Verbindung stehen (Tab. 1). Trichogene Zellen waren nicht nachweisbar. Die sich anschließenden ableitenden Sinnes-Nervenzellen liegen ganglienartig zusammen und sind zahlenmäßig etwa gleich den Sinneszellen. Jedoch münden mehrere Fortsätze der Sinneszellen in ein Sinnesstiftchen aus.

Tabelle 1

Anzahl der Sinnes- und Sinnes-Nervenzellen eines äußeren Maxillarorgans bei Larven einiger Ameisen-Arten

	<i>F. polycтена</i> ♀	<i>L. alienus</i> ♀	<i>C. ligniperda</i> ♀
Sinneszellen	14—18	26—30	32—40
Sinnes-Nervenzellen	16—20	26—30	36—44

Das *innere Sinnesorgan* (M 2) besitzt nach außen hin einen typischen Kegel mit zwei kleinen Stiftchen. Eine große trichogene Zelle ist vorhanden. Um diese Zelle gruppieren sich mehrere Sinneszellen, deren Anzahl etwa der in Tab. 1 angegebenen entspricht. Sie führen ähnlich wie die des äußeren Sinnesorgans über ein Zwischen-ganglion zum Unterschlundganglion.

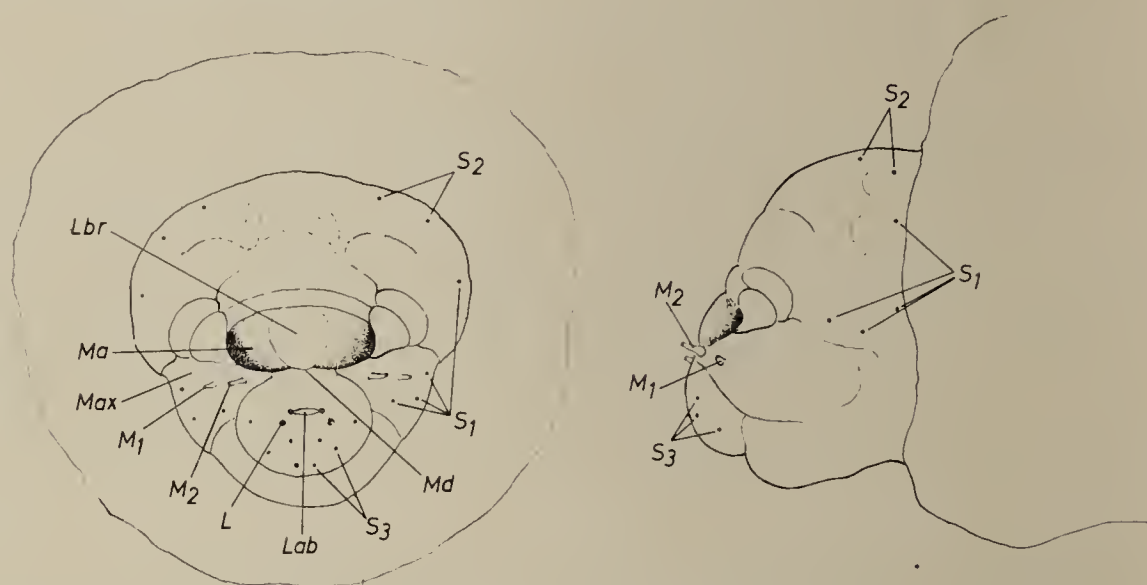


Abb. 1. Frontal- und Seitenansicht des Kopfes einer Larve von *Formica polycтена* Foerst. (schematisiert). Die Markierungen der Sinnesborsten entsprechen in ihrer Lage denen von *Lasius alienus* Foerst.; Lbr: Labium; Ma: Mandibel; Max: Maxille; Lab: Labialdrüsenöffnung. M₁: äußeres Maxillarorgan; M₂ inneres Maxillarorgan; L: Labialorgan; S₁, S₂, S₃: Sinnesborsten.

b) *Labialorgane*: Im Bereich der Labialdrüsenöffnung liegen bei den Camponotinen viele Sinnes- und Drüsenzellen. Es ist zu vermuten, daß diese bei der Anfertigung der Puppengespinste eine Rolle spielen, zumal sie bei den nicht spinnenden Myrmicinen-Larven fehlen können oder meist zurückgebildet sind. Bei den Sinneszellen handelt es sich meistens um dicht beieinander in der Hypodermis liegende, nach außen in ein Stiftchen mündende Zellen. Trichogene Zellen sind stets vorhanden. Jeder Sinneszelle ist eine ableitende Nervenzelle zugeordnet. Nur zwei Sinnesorgane ragen an jeder Seite der Spinnöffnung mehr oder weniger deutlich wie ein flacher oben gerundeter Kegel aus der sonst flachen Kutikula heraus (L). Sie besitzen bei *F. polycтена* je ein Sinnesstiftchen, bei *Lasius* mehrere. Um eine große trichogene Zelle liegen wiederum an der Basis bei *F. polycтена* 10—12 Sinneszellen wie beim inneren Maxillarorgan. Eine etwa gleiche Anzahl von vermutlichen Sinnes-Nervenzellen, die auch hier ganglienartig zusammenliegen, scheinen den Reiz ebenfalls zum Unterschlundganglion weiterzuleiten.

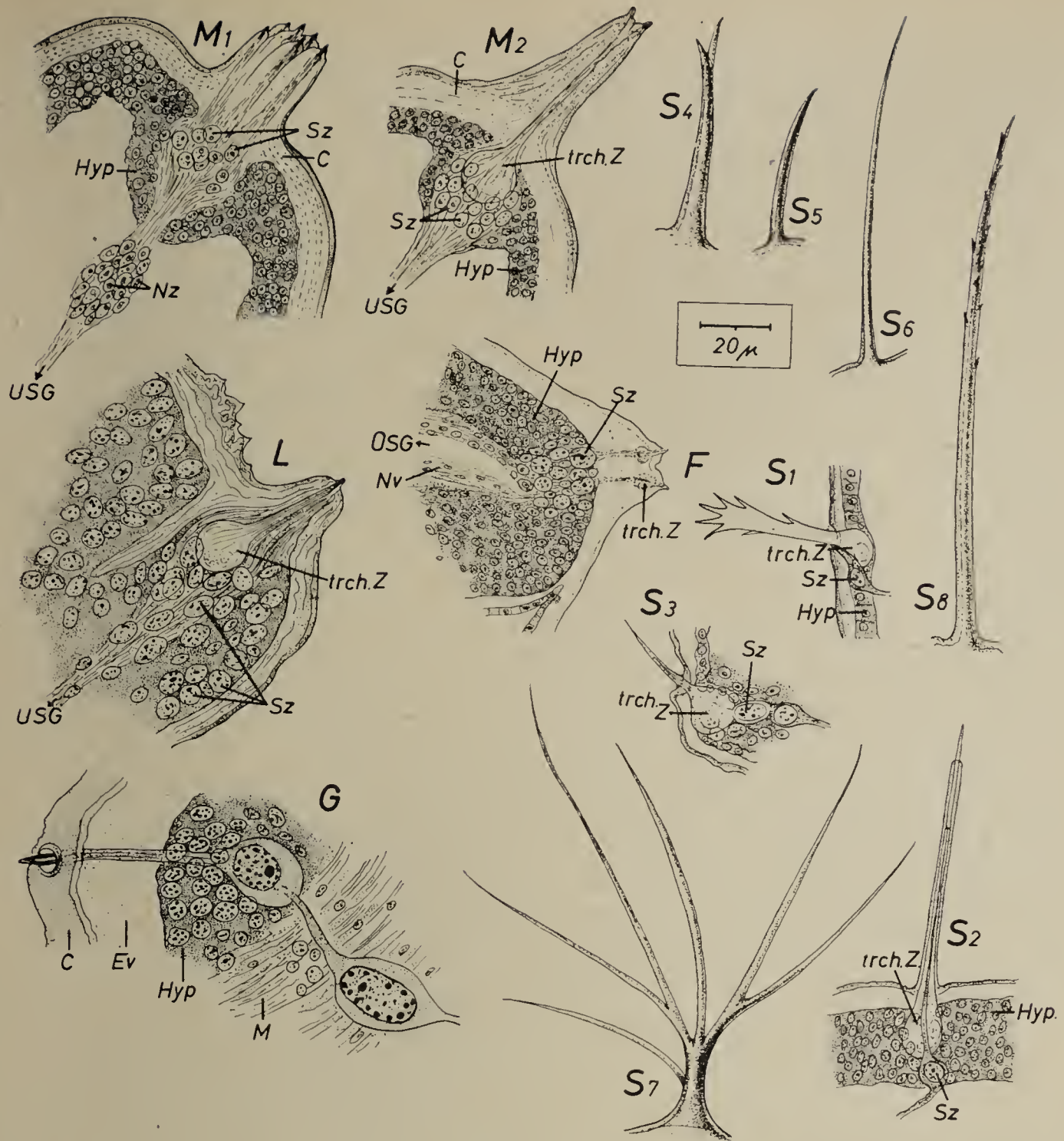


Abb. 2. Sinnesorgane bzw. -borsten von Ameisenlarven, nach Sagittalschnitten gezeichnet; M_1 und M_2 : Maxillarorgane von *F. polycytena* ♀; L : Labialorgan von *F. polycytena* ♀; F : Fühlerorgan von *L. alienus* ♀; G : Grubenkegel von *F. polycytena* ♀; Sinnesborsten: S_1 – S_3 von *L. alienus* ♀; S_4 von *F. polycytena* ♀; S_5 von *F. polycytena* ♂; S_6 von *Serv. rufibarbis* ♀; S_7 von *Camp. ligniperda* ♂; S_8 von *Myrm. scabrinodis* ♀. Der eingezeichnete Maßstab gilt für alle Organe.

C = Cuticula; Ev = Exuvialraum; Hyp = Hypodermis; M = Muskeln; Nv = Nerv; Nz = Sinnes-Nervenzellen; OSG = Oberschlundganglion; Sz = Sinneszellen; $trch. Z.$ = trichogene Zelle; USG = Unterschlundganglion.

c) Fühlerorgane: Ich wähle diese Bezeichnung deshalb, weil sie dort zu finden sind, wo bei Imagines die Fühler auswachsen, also seitlich am Kopf. Diese Organe sind besonders deutlich bei *Lasius* zu beobachten und werden vom Oberschlundganglion innerviert. An jeder Seite liegen nahe beieinander etwa 6–8 kleine flache Kegel, die ein kleines Stiftchen tragen (F). Die Kutikula ist meistens etwas abgehoben. Jedes Stiftchen wird von einer kleinen trichogenen Zelle gebildet, die direkt unter der hier schon in Auflösung begriffenen Kutikula im Exuvialraum liegt. Mit einem Fortsatz reichen die Sinneszellen aus der Hypodermis an das Stiftchen heran. Es scheint hier jedem Sinneskegel nur eine Sinneszelle zugeordnet zu sein.

d) Sinnesborsten: Nicht nur am Kopf, sondern meistens über den ganzen Körper verteilt findet man bei Ameisenlarven Borsten von sehr verschiedenartiger Gestalt. Alle diese Gebilde stehen mit einzeln in der Hypodermis liegenden Sinneszellen in Verbindung. Eine trichogene Zelle ist stets nachweisbar.

Am Kopf treten bei vielen Arten relativ kleine, kräftige einspitzige Borsten auf (S_3). Sie wurden bei *Lasius*, *Formica*, *Myrmica* und *Camponotus* gefunden. *Lasius*-Larven besitzen am Vorderkörper weiterhin mehrere kurze, starke, vielspitzige Borsten (S_1), die an den Kopfseiten an bestimmten Stellen symmetrisch angeordnet sind (vgl. Abb. 1). Daneben treten lange in ein Stylet mündende Sinnesborsten auf (S_2). Bei *Formica* sind die Sinnesborsten einfacher gebaut. Bei *F. polyctena* macht sich der Geschlechtsdimorphismus auch an der Borstenform bemerkbar. Arbeiterinnen haben gabelige Körperborsten (S_4), während die der Männchen einspitzig sind (S_5). Bei *Camponotus*-Larven, deren Körper sehr zahlreich mit Sinnesborsten besetzt ist, haben sie die Form kleiner Bäumchen (S_7), auf die bereits Eidmann (1928) aufmerksam machte. Bei *Myrmica scabrinodis* finden sich wiederum lange einspitzige Borsten, die jedoch in der oberen Hälfte allseitig mehrere kleine Stiftchen tragen (S_8).

Es würde an dieser Stelle jedoch zu weit führen, auf weitere Borstentypen einzugehen, die bei Larven anderer Ameisenarten beobachtet werden können. Wieweit Borstenformen als systematisches Merkmal gelten können, soll an anderer Stelle näher ausgeführt werden.

e) *Grubenkegel*: Im hinteren Bereich des Kopfes, aber auch auf dem Labium, wurden bei *F. polyctena* kleine in einer Vertiefung der Kutikula liegende Spitzkegel festgestellt (G), die von je einer in der hier meistens vielschichtigen vorderen Imaginalscheibe liegenden und durch den Exuvialraum reichenden trichogenen Zelle gebildet werden. Diese Zelle steht wiederum mit einer etwas abseits liegenden sehr großen Sinneszelle in Verbindung. Ihr Sinnesfortsatz reicht bis in den Kegel hinein.

Im Kopfbereich liegen bei erwachsenen Larven fast alle besprochenen Sinneszellen bzw. -organe in den vorderen Imaginalscheiben, die bereits zwischen sich und der meist nur noch vorhandenen Exokutikula einen Exuvialraum besitzen.

Über die *Bedeutung* dieser Sinnesorgane bzw. -borsten herrscht wenig Klarheit. Sicherlich werden die meisten Sinnesborsten, besonders die über den ganzen Körper verteilten, dem mechanischen Sinn angehören. Nach unserem bisherigen Wissen über solche Organe dürften die Grubenkegel dem chemischen Sinn zuzuordnen sein. Weit schwieriger ist die Deutung der gefundenen zusammengesetzten Sinnesorgane. Über diese Kegelorgane waren in der Literatur keine Angaben zu finden. In der zusammenfassenden Beschreibung der bekannten Sinnesorgane von Weber (1954) und Wigglesworth (1959) werden zusammengesetzte Sinnesorgane ähnlicher Art als Geruchs- oder Geschmacksrezeptoren bezeichnet.

Ein Vergleich der Maxillar-, Labial- und Fühlerorgane mit den homologen Organen solcher Hymenopteren-Larven (z. B. der Blattwespe *Diprion pini*), die auf einen selbständigen Nahrungserwerb angewiesen sind, legt die Deutung nahe, daß es sich bei den Maxillarorganen der Ameisenlarven um rudimentäre Maxillartaster, bei den Labialorganen um rudimentäre Labialtaster handelt. Die Fühlerorgane scheinen Reste von ehemals vorhandenen Fühleranhängen zu sein. Damit wäre der abweichende Bau dieser Sinnesorgane von dem bei Insekten bisher bekannten erklärlich. Ihre Bedeutung und Funktion dürfte der der Kopfanhänge anderer Insekten entsprechen.

Sowohl Maxillar- als auch Labialtaster spielen nach Weidbrauch (1955) beim Spinnvorgang der Lepidopteren-Larven eine Rolle, die ja in Achtertouren ihre Puppengespinste anfertigen. Nach Amputation der Taster lagen die Spinnfäden im Gespinst unregelmäßig. Bei Ameisenlarven finden wir immer eine unregelmäßige Anordnung der Fäden im Gespinst (Schmidt und Pohlmann, 1960), die vielleicht phylogenetisch gesehen eine Folge der Rudimentation der Mundextremitäten sein könnte.

L I T E R A T U R

- EIDMANN, H.: Zur Kenntnis der Biologie der Roßameise (*Camponotus herculeanus* L.). Z. angew. Entomol. 14, 229—254 (1928). — SCHMIDT, G. und POHLMANN, G.: Die mikroskopische und submikroskopische Struktur der Puppenkokons von Waldameisen (*Ins.*

Hym. Form.). Biol Ztbl. 79, 337—342 (1960). — TRABERT, Chr.: Über sekundäre Geschlechtsmerkmale einiger Ameisenlarven. *Insectes sociaux* 4, 299 (1957). — WEBER, H.: Grundriß der Insektenkunde. Gustav Fischer, Stuttgart, 3. Aufl., 1954. — WEIDBRAUCH, J.: Vom Spinnen bei Schmetterlingsraupen und seine Abhängigkeit von Metamorphosehormonen. *Z. Tierpsychol.* 12, 176—202 (1955). — WIGGLESWORTH, V. B.: *Physiologie der Insekten*. Birkhäuser Verlag, Basel und Stuttgart, 2. Aufl., 1959.

DISKUSSION

STÜRKOW: Direkt unter ihren Sinneszellen lagen Ganglienzellen. Wir kennen bei Insekten nur primäre Sinneszellen. Wie fassen Sie die Bedeutung dieser Ganglienzellen auf?

A. NIELSEN: You describe ganglia connecting the sensorial cells with the central nerveur system. This is something quite new in insect morphology. Do not you think that the so-called ganglia are constituted merely of deeper lying sensorial cells?

SCHMIDT: Bei den von mir als Sinnes-Nervenzellen bezeichneten Gebilden handelt es sich um zwischen dem Unterschlundganglion und dem Sinnesorgan eng beieinanderliegende Zellen, deren Funktion sich aus den histologischen Untersuchungen nicht eindeutig ergab. Auffallend ist, daß die Anzahl dieser gleich der der vorgelagerten größeren, eigentlichen Sinneszellen ist. Dies führte zu der Annahme, daß die eigentlichen Sinneszellen über die sogenannten Sinnes-Nervenzellen mit dem Unterschlundganglion in Verbindung treten.

MORPHOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AN CHEMISCHEN SINNESORGANEN DER SCHMEISSFLIEGE CALLIPHORA ERYTHROCEPHALA MG. (Diptera)

WERNER PETERS

Zoologisches Institut der Freien Universität Berlin

Die Analyse der Chemorezeption ist in morphologischer wie in physiologischer Hinsicht gegenüber der Analyse anderer Sinneswahrnehmungen zurückgeblieben. Das ist vor allem deshalb erstaunlich, weil die chemischen Sinnesorgane im allgemeinen bei weitem nicht so kompliziert gebaut sind, wie bestimmte Gehör- und Lichtsinnesorgane. Diese relative Einfachheit kommt dadurch zustande, daß bei chemischen Sinnesorganen im allgemeinen physikalische Hilfseinrichtungen fehlen. Daß die licht- und elektronenmikroskopischen Untersuchungen besonders in vergleichender Hinsicht noch sehr unzureichend sind, hängt teilweise damit zusammen, daß wir in den meisten Fällen gar nicht mit Sicherheit wissen, welche Funktion die einzelnen Organe haben, zum Teil liegt es vielleicht auch daran, daß die relative Einfachheit der chemischen Sinnesorgane weniger zu einer Untersuchung reizt als etwa die Kompliziertheit von Lichtsinnesorganen.

Wesentliche Fortschritte sind auf dem Gebiet der Chemorezeption der Insekten in den letzten zehn Jahren vor allem durch die Untersuchungen amerikanischer Forscher zu verzeichnen. Als wichtigstes Objekt dienten ihnen dabei Schmeißfliegen, Calliphoriden.

Diese besitzen, ebenso wie viele andere Fliegen, am Rande des Labellums auf einer Art Leiste zahlreiche, verschieden lange Haare, die man bereits vor über 100 Jahren entdeckte. Die älteren Untersucher glaubten, daß diese Haare in ganzer Länge mit einer Rinne versehen seien, bis Tinbergen (1940) zeigte, daß sie statt dessen 2 Lumina besitzen, oder genauer gesagt, aus 2 ineinander steckenden Rohren bestehen. Das innere Rohr liegt nicht etwa in der Mitte, sondern exzentrisch, und ein Teil seiner Wandung verschmilzt mit der Wandung des äußeren Rohres. Dethier (1955), der diese Angaben bestätigte, ermittelte außerdem die Zahl der Zellen, die zu einem solchen Sinneshaar gehören. Neben der trichogenen und tormogenen Zelle fand er 3 Sinneszellen, deren distale Fortsätze, die sog. Terminalstränge, gemeinsam bis zur Haarbasis verlaufen, von wo aus 2 von ihnen in dem englumigen Rohr bis zur Spitze des Haares ziehen; ob der 3. Terminalstrang ebenfalls bis zur Haarspitze reicht oder im Bereich der Haarbasis endet, konnte Dethier nicht feststellen.

Was die Funktion dieser Haare betrifft, so vermuteten die ersten Untersucher, daß die Labellumhaare Drüsen darstellen. Späterhin nahm man an, daß sie als chemische Sinnesorgane

dienen. Bewiesen wurde diese Vermutung aber erst von Dethier (1955) durch Reizung einzelner Haare mit Lösungen verschiedener Stoffe, sowie von Hodgson u. Roeder (1956) durch elektrophysiologische Untersuchungen. Dethier stellte außerdem fest, daß chemische Reize lediglich von der Spitze des Haares aufgenommen werden. Es wäre daher sehr wesentlich, Genaueres über die Haarspitze, die Terminalstränge sowie über das Vorkommen verschiedener Haartypen und die Zahl der ihnen zugeordneten Zellen zu erfahren. Aus Zeitmangel muß ich mich auf das zweite Thema, die Verbindung zwischen Haarspitze und Sinneszellen, beschränken.

Als Untersuchungsobjekt dienten die Haare auf dem Labellum der Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala* Meigen, die mir wegen ihrer Größe besonders geeignet erschienen. Die ergänzenden elektronenmikroskopischen Untersuchungen wurden freundlicherweise von Fräulein Dr. Senta Richter durchgeführt, der ich auch an dieser Stelle recht herzlich dafür danken möchte.

Betrachten wir zunächst den bei den einzelnen Haaren verschieden hohen Sockel Peters (1956), der die Haarbasis darstellt. An ihm erkennt man nach Anfärbung mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain eine große Zahl von „Fasern“, die als Verstärkungen in der Sockelwand liegen. Sie ziehen als Kutikulaausläufer bis tief in die Epidermis, wobei sie allmählich breiter werden. Ich nehme an, daß sie die enorm langen Haare verankern und möchte sie daher als „Verankerungsfasern“ bezeichnen. Auf Querschnitten erscheinen sie im Bereich der Epidermis als ein ringförmiger Lattenzaun.

Ich erwähnte bereits, daß mich vor allem die Zahl der Terminalstränge interessierte. Bei der Suche nach den 2 eventuell 3 Terminalsträngen, die Dethier (1955) beschrieb, fand ich zunächst in den Haarquerschnitten nichts. Das Haar zeigt bis zum Sockel immer den gleichen Querschnitt, d. h. der englumige Kanal liegt exzentrisch und seine Wandung verschmilzt teilweise mit der Wandung des äußeren Rohres. Ich möchte diesen Kanal als Binnenkanal bezeichnen. Im Bereich des Sockels gibt er die Verbindung mit der eigentlichen Haarwandung auf, so daß das Rohr frei in das sackartige Gebilde, das die Haarbildungs- und Sinneszellkerne enthält, hineinragt. Färbt man die Schnitte mit Ammonmolybdat-Toluidinblau nach Mönckeberg-Bethe Romeis (1948), so wird das gesamte Haar, einschließlich des Binnenkanals, oberhalb des Sockels nicht angefärbt, sondern behält die bräunliche Färbung der Exokutikula; es besteht demnach fast ausschließlich aus Exokutikula. Merkwürdigerweise nimmt aber der Binnenkanal, sobald er die Verbindung mit der Haarwandung aufgibt, ebenso wie die innere Schicht der Körperkutikula, eine rötlich-blaue Farbe an. Dieser proximale Abschnitt des Binnenkanals besteht demnach aus einer anderen Substanz als der distale, im Haar befindliche Teil; ob diese Substanz der Endokutikula entspricht, vermag ich noch nicht zu sagen. Der Binnenkanal ist in diesem Gebiet von Plasma umgeben und kommt nicht mit der großen Vakuole der trichogenen Zelle, die in den weitlumigen Teil des Haares hineinreicht, in Berührung. Ein gutes Stück distal der Sinneszellkerne endet das Rohr plötzlich. Besonders schön sieht man das auf Längsschnitten. An diesen erkennt man außerdem, und zwar besonders deutlich, sofern diese mit Eisenhämatoxylin nach Heidenhain gefärbt sind, daß der Binnenkanal am proximalen Ende trichterförmig aufgebogen ist. Seine Wandung ist nur in diesem Abschnitt, nicht aber im Haar, mit mehreren Leisten versehen, die sich wesentlich stärker als die Wandung mit Eisenhämatoxylin färben. Diese Leisten hielt Dethier für die Terminalstränge. Seine Deutung kann aber schon deshalb nicht richtig sein, weil Terminalstränge bis zum Sinneszellkörper reichen müßten und keineswegs schon relativ weit vor diesen enden dürften. Man könnte notfalls annehmen, daß die Stränge in ihrem Verlauf eine wechselnde Affinität zum Eisenhämatoxylin aufweisen, was aber höchst unwahrscheinlich ist.

Die eigentlichen Terminalstränge wurden erst bei der elektronenmikroskopischen Untersuchung, die von Fräulein Dr. S. Richter durchgeführt wurde, sichtbar. Sie sind in der Tat im Binnenkanal fast bis zur Spitze des Haares nachweisbar. In den bisher untersuchten längsten Haaren befinden sich 4 Stränge, und wir müssen deshalb annehmen, daß zumindest dieser Haartyp 4 Sinneszellen, und nicht wie Dethier angibt,

3 Sinneszellen besitzt. Ob diese 4 Terminalstränge untereinander verschieden sind, muß noch geklärt werden. Bei einem Querschnitt durch den proximalen Teil des Binnenkanals sieht man unter dem Elektronenmikroskop, daß die Leisten Vorsprünge der Wandung dieses Kanales sind.

Man darf wohl annehmen, daß diese Leisten ebenso wie Wandverstärkungen, die am weitlumigen Rohr, der eigentlichen Haarwandung vorkommen, die Widerstandsfähigkeit gegenüber mechanischen Beanspruchungen erhöhen. Welche Funktion der Binnenkanal außerdem hat, läßt sich zur Zeit noch nicht sagen.

Es fragt sich nunmehr, ob ein derartiger Binnenkanal auch bei chemischen Sinnesorganen an anderen Körperstellen von *Calliphora erythrocephala* bzw. überhaupt bei Insekten vorkommt. Und in der Tat zeigen die zwischen den sogenannten Pseudotracheen des Labellums gelegenen Sinnesorgane ebenfalls einen solchen Kanal. Er kommt auch, wie das schon Grabowski und Dethier (1954) gezeigt haben, bei den chemischen Sinnesorganen der Tarsen vor, wobei allerdings wiederum die von ihnen als Terminalstränge bezeichneten Strukturen den Leisten des hier wieder exzentrisch gelegenen Binnenkanals entsprechen. Die Sinneshaare an den Antennen besitzen, ganz gleich, ob sie auf der Oberfläche oder in Gruben stehen, einen zentrisch gelegenen Kanal, der sich ebenfalls mit Toluidinblau rötlichblau färbt. Auch an den Cerci der Weibchen findet man Sinneshaare, die denen an Tarsen und Labellum gleichen, aber kürzer und gedrungenere sind. Bei den sogenannten Fußstummelsinnesorganen der Larven von *Calliphora*, die vermutlich durch Aufgliederung eines Haares in 3 Teile entstanden sind, führt in jedem der 3 Dörnchen ein Kanal von der Spitze bis in den epidermalen Bereich. Slifer, Prestage und Beams (1957 und 1959) haben bei Sinneshaaren an den Antennen von Heuschrecken gleichfalls einen inneren Kanal beschrieben, wie mir leider erst nach Abschluß meiner Untersuchungen bekannt wurde. Sieht man sich ältere Abbildungen von chemischen Sinnesorganen an, wie z. B. von Hsü, Wigglesworth u. a., so kann man sich des Eindrucks nicht erwehren, daß auch diese Autoren einen tief in den epidermalen Bereich ziehenden Kanal gesehen haben.

In diesem Zusammenhang möchte ich abschließend noch die sogenannten Riechstäbchen erwähnen, um die es in letzter Zeit sehr still geworden ist. Ich möchte annehmen, daß es „Riechstäbchen“ gar nicht gibt und daß es sich bei den vermeintlichen „Riechstäbchen“ um Anschnitte von Leisten des Binnenkanals im Bereich seiner proximalen, trichterförmigen Endung handelt. Diese Leisten färben sich, wie gesagt, sehr intensiv mit Eisenhämatoxylin, das ja am häufigsten bei derartigen Untersuchungen benutzt wird, und die Kleinheit der meisten Sensillen erlaubt es im Gegensatz zu den riesigen Labellumhaaren von *Calliphora* nicht, sowohl die Leisten als auch die Wandung und den Randsaum des proximalen Abschnittes des Binnenkanals zu erkennen.

L I T E R A T U R

- DETHIER, V. G.: The physiology and histology of the contact chemoreceptors of the blowfly. Quart. Rev. Biol. 30, 348—371 (1955). — GRABOWSKI, C. T., u. V. G. DETHIER: The structure of the tarsal chemoreceptors of the blowfly, *Phormia regina* Meigen. J. Morph. 94, 1—17 (1954). — HODGSON, E. S., u. K. D. ROEDER: Elektrophysiological studies of arthropod chemoreception. I. General properties of the labellar chemoreceptors of Diptera. J. cell. comp. Physiol. 48, 51—75 (1956). — PETERS, W.: Experimentelle Untersuchungen zur Wirkungsweise insektenabwehrender Mittel (Repellents). Z. angew. Zool. 43, 1—75 (1956). — ROMEIS, B.: Mikroskopische Technik. 15. Aufl. München (1948). — SLIFER, Eleanor H., J. J. PRESTAGE u. H. W. BEAMS: The fine structure of the long basiconic sensory pegs of the grasshopper (*Orthoptera*, *Acrididae*) with special reference to those on the antenna. J. Morph. 101, 359—396 (1957). — SLIFER, E. H., J. J. PRESTAGE u. H. W. BEAMS: The chemoreceptors and other sense organs on the antennal flagellum of the grasshopper (*Orthoptera*; *Acrididae*). J. Morph. 105, 145—156 (1959). — TINBERGEN, L.: Über den Bau der Sinnesorgane auf den Proboscislippen und den Beinen von *Calliphora erythrocephala* Meig. Arch. néerl. Zool. 4, 82—92 (1940).

HISTOLOGISCHE UNTERSUCHUNGEN AM LABELLAREN CHEMOREZEPTOR VON CALLIPHORA UND PHORMIA

BRUNHILD STÜRCKOW

Institut für Physiologie der Universität des Saarlandes, Homburg-Saar

(Abb. 2 siehe auf Tafel XIII)

Der labellare Chemorezeptor von *Phormia* und verwandten Fliegen wurde schon mehrfach im Zusammenhang mit anderen Fragen untersucht. Die Angaben über die Zahl seiner Sinneszellen sind verständlicherweise widersprechend. Lowne und auch Graham-Smith fanden bei *Calliphora* 8—10 Sinneszellen. Tinbergen bezweifelte, daß es alles Sinneszellen sind. Bei *Musca* zählte Hewitt 5—6 Sinneszellen. Bei *Phormia* hielt Dethier 3 Zellen für Sinneszellen und die übrigen für akzessorische Zellen.

Physiologische Eigenschaften des Chemorezeptors wurden bekannt, nachdem Hodgson und Mitarb. 1955 als erste Aktionspotentiale von einer einzigen Sinneseinheit des Sensillum ableiteten.

Sie fanden bei *Phormia* und verwandten Fliegen einen spezifischen Zucker-Rezeptor und einen spezifischen Salz-Rezeptor. In den folgenden Jahren wurden außerdem ein Hygrorezeptor (Wolbarsht), ein Tangorezeptor (Wolbarsht und Dethier) und ein zweiter Salz-Rezeptor (Stürckow) nachgewiesen.

Es ist anzunehmen, daß eine elektrophysiologisch analysierte Sinneseinheit einer Sinneszelle entspricht. Die histologische Untersuchung wurde deshalb und um neue Ansatzpunkte für elektrophysiologische Untersuchungen zu finden, noch einmal wieder aufgenommen.

Verwendet wurden reife Puppen und adulte Imagines von *Phormia* und *Calliphora*. Wesentliche Unterschiede zwischen den Chemorezeptoren dieser beiden Fliegenarten konnten nicht festgesellt werden. Färbungen wurden am Stück und an Serienschnitten vorgenommen. Nervenzellfärbungen mit Methylenblau (an fixiertem Material), Thionin und Gallocyanin, Versilberungen nach Bodian und Bielschowsky und Übersichtsfärbungen mit Haematoxylin und Azan wurden angewandt.

Der Chemorezeptor besteht aus einem Haar mit einem engen und einem weiten Lumen (Abb. 1). Unter dem Haar liegt ein Sack, der die Sinneszellen birgt. Er wird aus flachen, stark granulierten Zellen gebildet. Ein oder mehrere Tracheenäste führen an den Sack heran.

Die granulierten Zellschicht breitet sich nicht unter der Hypodermis aus und reicht auch nicht bis an den Balg des Haares heran. Zwischen dem Sockel des Haares und der granulierten Hülle befindet sich vielmehr eine (oder mehrere) Membran(nen), die weder zum Balg noch zur Hülle gehört (gehören). Sie ist anscheinend aus dem Sack herausgewachsen und gehört vermutlich zur trichogenen Zelle. Der Kern dieser Zelle und auch der oder die Kerne der tormogenen Zellen sind bisher nicht gefunden worden.

Die Zahl der Sinneszellen war wegen der unbestimmten Zahl der akzessorischen Zellen nicht einfach durch die Summe aller Kerne minus der Kerne der Hilfszellen zu ermitteln. Jede Zelle mußte auf Nervenfasern, Chromatinanordnung und Tigroidschollen geprüft werden. Die Nervenzellen eines Sackes färbten sich nie alle gleichzeitig optimal an. Bestimmte Zellformen aus einem Sack wiederholten sich in verschiedenen Sensillen. Trotzdem konnte die Zahl der Sinneszellen je Sack nicht mit Sicherheit ermittelt werden. Es wurden bipolare Nervenzellen beobachtet.

Bei 20facher Zählung wurden je Sensillum 8—10 Zellen beobachtet. Zwei bis drei von ihnen waren groß und chromatinarm, die übrigen klein und chromatinreich, wie Tinbergen schon feststellte. Im ausgewachsenen Sensillum schmiegen sich die Zellen an die Wand des Sackes und sind scharf voneinander getrennt.

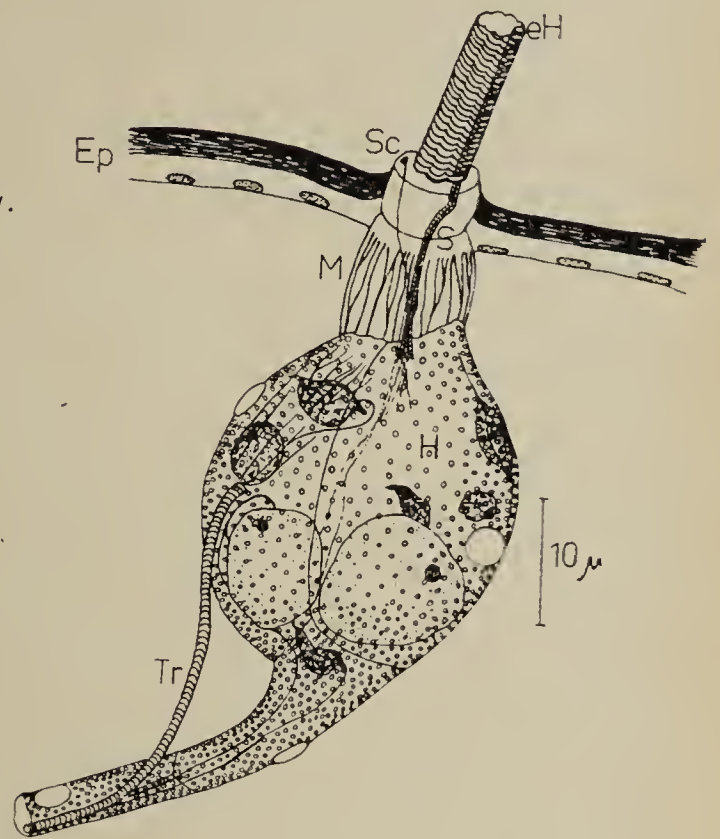
Ein ausgeprägter Sinnesstift zieht vom engen Lumen des Haares bis zu 15 μ weit in den Sack hinein. Er ähnelt dem der Chordotonalorgane von Grillen und Schmetterlingen. Wir glauben deshalb von einem Scolops sprechen zu dürfen. Der Sinnesstift ist

gerippt und in distaler Richtung manchmal gewunden. Am proximalen Ende ist er in mehrere Spitzen ausgezogen. Zumindest ein Teil der distalen Nervenfasern geht in den Scolops ein. — Phylogenetisch bedeutet das Vorkommen eines ausgeprägten Scolops in einem Sensillum trichodeum das verbindende Glied zwischen den verschiedenen Sensillen und den Scolopidien.

Eine Nervenfaser schien nicht vom Scolops aufgenommen zu werden, sondern ihn nur ein Stück zu begleiten. Etwa in halber Höhe des Sinnesstifts verließ sie diesen und zog schräg an eine Seite des Sockels (Abb. 2). Dort endete sie in einem Sensillum campaniforme. Tinbergen und Dethier sahen diesen an der Haarbasis endenden Nervenstrang ebenfalls und schlossen auf mechanorezeptorische Eigenschaften. Der von Wolbarsht und Dethier physiologisch nachgewiesene Tangorezeptor ist offensichtlich mit diesem Sensillum campaniforme identisch.

Abb. 1. Schematisierte Zeichnung des labellaren Chemorezeptors von *Calliphora* und *Phormia*.

- eH = enges Lumen des Haares;
- Sc = Sensillum campaniforme;
- Ep = Epidermis;
- S = Scolops;
- M = Membran der vermutlich trichogenen Zelle;
- H = granulierte Hülle um Sack und Scheide mit 4 sichtbaren Zellen (Kerne weiß);
- Tr = Tracheenast.



Die Membran zwischen der granulierten Hülle des Sackes und dem Sockel war fast bis zum Sockel mit einer feinen, sich manchmal dichotom verzweigenden Faserung versehen. Sie könnte eine Feinstruktur der Membran sein. Ungeklärt blieb, weshalb die Faserung so exakt ein kurzes Stück unterhalb des Sockels aufhörte, während sich die Membran deutlich bis zum Sockel nachweisen ließ.

LITERATUR

- DETHIER, V. G. The physiology and histology of the contact chemoreceptors of the blowfly. — Quart. Rev. Biol. 30, 348 (1955). — GRAHAM-SMITH, G. S. Further observations on the anatomy and function of the proboscis of the blow-fly, *Calliphora erythrocephala* L. — Parasitology. 22, 47 (1930). — HEWITT, C. G. The structure, development, and bionomics of the house-fly, *Musca domestica* L. — Quart. J. microsc. Sci. 51, 395 (1907). — HODGSON, E. S., LETTVIN, J. Y. and ROEDER, K. D. Physiology of a primary chemoreceptor unit. — Science (Lanc.) 122, 417 (1955). — LOWNE, B. Th. The anatomy, physiology, morphology and development of the blow-fly (*Calliphora erythrocephala*). — Vol. 1, 1890—1892, Vol. 2, 1893—1895, R. H. Porter, London. — STÜRCKOW, B. Elektrophysiologische Untersuchungen am Chemorezeptor von *Calliphora erythrocephala* Meigen. — Z. vergl. Physiol. 43, 141 (1960). — TINBERGEN, L. Über den Bau der Geschmacksorgane auf den Proboscislippen und den Beinen von *Calliphora erythrocephala* Meigen. — Arch. néerl. Zool. 4, 81 (1940). — WOLBARSH, M. L. Water taste in *Phormia*. — Science (Lanc.) 125, 1248 (1957). — WOLBARSH, M. L. and DETHIER, V. G. Tactile responses of chemosensory hairs in *Phormia*. — Fed. Proc. 17, 173 (1958).

QUELQUES REMARQUES SUR L'ANATOMIE DES *ARCHAEA* (Aranéides)

ROLAND LEGENDRE (Tananarive)

A de nombreux égards la famille des *Archaeidae* présente parmi les Aranéides de remarquables particularités; en dehors d'une distribution géographique essentiellement australe, sur laquelle nous n'avons pas à insister ici, leur morphologie externe confère aux *Archaea* un aspect insolite pour des Araignées; rappelons en effet que chez les *Archaeidae* l'insertion des chélicères est anormale, largement surélevée et éloignée des pièces buccales proprement dites par un allongement de la partie antérieure du prosoma.

Les *Archaea* sont relativement fréquentes dans les buissons des forêts primaires de Madagascar (J. Millot, 1949). Nous avons toujours pu récolter en abondance ces Araignées partout où la forêt primitive n'a pas été détruite. Profitant d'un matériel abondant et varié, nous avons entrepris un travail d'anatomie fine sur cette famille d'Araignées; notre but étant de voir si leur morphologie externe assez exceptionnelle n'entraînait pas de modifications anatomiques et morphologiques. Ce sont les résultats préliminaires de cette investigation que nous consignons ici.

L'étude anatomique (limitée ici au seul prosoma) a porté sur trois espèces d'*Archaea* malgaches:

Archaea workmani (O.P.C. 1881), *Archaea vadoni* J. Millot 1948, *Archaea gracilicollis* J. Millot 1948.

a) Glandes à venin

Les glandes à venin sont histologiquement de type classique, elles sont relativement volumineuses mais ne pénètrent pas à l'intérieur du prosoma, la glande est en effet bien développée sur presque toute la longueur de la hampe des chélicères. Chez *A. gracilicollis* elle ne pénètre même pas jusqu'à la zone du système nerveux antérieur et, à aucun moment, même chez *A. vadoni* (ou la bosse dorsale du prosoma est relativement faible), elles ne viennent se loger à la partie dorsale du prosoma, comme c'est le cas chez la plupart des Aranéides. Les glandes sont toujours fortement dissymétriques. Quant à la production de venin, elle est toujours très abondante.

b) Système nerveux central

Il est typiquement aranéen, cependant la partie antérieure présente des modifications importantes, liées à la structure morphologique exceptionnelle de cette région.

Cauda equina, ganglions des pattes marcheuses et ganglions des pédipalpes sont classiques et il n'existe aucun motif pour insister sur leur anatomie.

Quant aux ganglions chélicériens, ils sont très volumineux et viennent flanquer le pharynx de part et d'autre du tube digestif. Leur grand développement est certainement en rapport avec la forte taille des appendices qu'ils innervent. Les nerfs chélicériens quittent leur ganglion juste au dessus de l'oesophage et longent, en s'y accolant étroitement, la partie antérieure du système nerveux cérébral pour se jeter dans les chélicères.

Un territoire rostral est bien individualisé; un nerf impair innerve le rostre qui conserve chez les *Archaea* la position suprabuccale d'une lèvre supérieure.

Les territoires cérébroïdes et optiques sont étirés vers le haut, le premier surtout est très volumineux, semblant indiquer un psychisme élevé que le peu de connaissances que nous possédons de ces curieuses Araignées ne dément pas. Le territoire optique, lui aussi très étiré, envoie deux paires de nerfs vers la région optique.

Le corps central n'est pas rejeté vers l'arrière (à l'inverse de ce qui se présente chez les autres Aranéides), mais coiffe littéralement la région antérieure du syncérébron.

Le système nerveux antérieur pénètre à l'intérieur du col supportant la tête (ceci est particulièrement net chez *A. gracilicollis*), le ganglion cérébroïde occupant la région médiane du col, la région optique s'élevant jusqu'au niveau des yeux. Ce mouvement s'observe d'ailleurs déjà chez *A. vadoni* où l'allongement du col est beaucoup moins prononcé.

c) Système nerveux sympathique

Le système nerveux sympathique est formé sur le même modèle que celui des autres Aranéides, il comporte un système impair (nerf rostral et nerf pharyngien) et un système pair dont l'étude est en cours. Il est à noter que les *Archaea* présentent un système endocrine rétro-cérébral complet et de nombreuses cellules neurosécrétrices disséminées dans tout le système nerveux central.

d) Musculature

Si la musculature des appendices locomoteurs et des pédipalpes ne présente pas de particularité notable, il n'en est pas de même de celle de la région chélicérienne du prosoma.

Les chélicères présentent une musculature spéciale dont l'étude est actuellement en cours; il semble en effet que morphologiquement toute la région du « col » et de la « tête » soit un territoire chélicéro-optique très remanié. Les techniques d'imprégnations argentiques utilisées dans le but de mettre en évidence les connexions nerveuses n'ont, jusqu'ici, données entre nos mains que des résultats lamentables; cependant, seule l'étude précise de l'innervation permettra de donner une assise morphologique solide à l'interprétation de cette région particulière, donnant à la morphologie des *Archaea* son cachet extraordinaire.

MORPHOLOGY, PHYSIOLOGY AND POST-EMBRYONIC DEVELOPMENT OF THE MALE AND FEMALE COPULATORY ORGANS OF THE BLACK-WIDOW SPIDER *LATRODECTUS CURACAVIENSIS* (Müller)

R. D. S. BHATNAGAR & J. G. REMPEL, Saskatchewan, Kanada

Manuskript nicht eingegangen

ABSTRACT

The palpal organ of the male arises from the hypodermal cells of the claw fundament as a ventral longitudinal invagination forming the receptaculum seminis and dorsal lobes forming the accessory sclerites. Following transformation of its fundament, the new claw loses connection with the muscle-tendons and is short and simple. There is no correlation between the teeth of the claw and the sclerites of the palpal organ. The mature organ is a "more specialized" type with a long spiral embolus, a spoonshaped cymbium with an ecto-distal hook fitting into the socket of the median apophysis. The walls of the fundus and the reservoir are of uniform thickness, containing numerous pores on the side facing the gland cells. The embolic tip rests on the conductor and the embolic base is hooked to the basal tooth of the radix. A trigger-like mechanism of extension is described.

The female apparatus arises as a pair of bilobed invaginations of the body wall within the epigastric furrow, immediately ventrad of the opening of the uterus. The invaginations develop into adult dumb-bell shaped spermathecae and coiled sac-like bursae copulatrices. Each spermatheca maintains a connection with the wall of the uterus by a small fertilization tube and with the opening of the invaginations by a narrow canal, an evidence that the internally placed spermathecae develop from the invaginations of the body wall. An evolutionary history of the organs is described and the validity of the "loch and key" concept is discussed.

ON NEW EXCRETORY GLANDS OF TICKS

B. FELDMAN-MUHSAM & Y. HAVIVI, Jerusalem

Siehe Sektion X

ABSTRACT

A group of 40—80 small excretory glands was found in female Ixodid ticks.

The glands achieve full development with the beginning of oviposition. They are undetectable in the un-engorged female and have not been found in the male and nymph. In the engorged female tick they are partly developed.

The glands have been founded till now in *Rhipicephalus sanguineus*, *Hyalomma excavatum* and *Boophilus annulatus*. They could not be detected in *Ornithodoros tholozani*.

SEKTION III

GENETIK UND CYTOLOGIE

BEOBACHTUNGEN

ÜBER DAS SCHICKSAL DER RICHTUNGSKÖRPER UND DIE ENDOSYMBIOSE BEI EINIGEN COCCIDEN

E. TREMBLAY

Laboratorio di Entomologia Agraria „Filippo Silvestri“ — Portici

Die Verwertung der normalerweise dem Untergang verfallenden Richtungskörper zu irgendwelchen speziellen Zwecken stellt bei den Insekten eine große Seltenheit dar. Am Anfang des Jahrhunderts konnte man nur die von Silvestri bei den Chalcididen entdeckte Erscheinung anführen. Dabei handelte es sich um die Entstehung von Embryonalhüllen (Trophamnios) aus Richtungskörperderivaten. Später fand Franz Schrader (1923), daß diese Kerne auch bei den Pseudococcinen noch eine Verwendung finden. In diesem anderen Falle verschmelzen wiederholt die Richtungskerne mit einigen von der Teilung des Syncarions stammenden Kernen und entsteht so ein polyploides Organ, in dem sich die Symbionten ansiedeln. Wenn wir die Fälle, bei denen im Zusammenhang mit Parthenogenese ein Richtungskörperkern mit dem Vorkern verschmilzt, unberücksichtigt lassen, so bleibt noch die Entdeckung von Brown (1957), der bei der *Diaspis* (= *Pseudaulacaspis*) *pentagona* Targ. eine ähnliche Verwendung der Richtungskörper wie bei *Pseudococcus* beobachtet, aber nicht eingehender studiert hat. Ich habe mich inzwischen intensiver mit den Symbionten und ihren Beziehungen zu den polyploiden Kernen sowie mit dem ganzen Symbiontenzyklus unter der Leitung von Prof. Buchner befaßt und möchte über meine Resultate berichten.

Die Art *Diaspis pentagona* Targ., ein Vertreter der Diaspinen, zeigt einen sehr weitgehenden Dimorphismus. Das flügellose und beinlose Weibchen lebt völlig unbeweglich unter einem Schild. Dem im übrigen normal entwickelten, kurzlebigen Männchen fehlen die Mundwerkzeuge. Die Rückbildung derselben tritt schon am Ende des zweiten larvalen Stadiums ein. Ihr geht gleichzeitig auch eine Degeneration der polyploiden Kerne und damit eine Rückbildung der Symbiose parallel. Eine ähnliche Beziehung zwischen gleichzeitigem Verlust der Symbionten und Ausfall der Nahrungsaufnahme entdeckte man vor einigen Jahren. Bei *Stictococcus sjoestedti* Cock. (Buchner 1954) zeigt das Männchen eine noch stärkere Reduktion der Mundwerkzeuge. Sie sind hier schon am Anfang des ersten larvalen Stadiums völlig atrophisch. Hier dringen die Übertragungsformen der Symbionten von vorneherein nur in jene Eier ein, aus denen weibliche Larven schlüpfen werden, während bei männlichen Eiern keine Symbiontenaufnahme stattfindet. So deuten diese beiden Fälle nachdrücklich auf die engen Beziehungen, die zwischen Ernährung und Symbiose vorhanden sind. Die Symbiosen der Cocciden zählen zu den offensichtlich polyphyletisch entstandenen und zeigen entsprechend der reichen systematischen Gliederung der Gruppe eine Fülle verschiedener Symbiosetypen. So bestehen auch zwischen den beiden im folgenden näher betrachteten Fällen, welche sich auf einen Vertreter der Lecaniinen und der Diaspinen beziehen, weitgehende Unterschiede. Meine Beobachtungen an der Lecaniine *Sphaerolecanium prunastri* Fo. asc. mögen dazu dienen, das ungewöhnliche Verhalten der Diaspinen-

Symbionten zu verdeutlichen. Im allgemeinen leben bei den Lecaniinen die an Hefen erinnernden, lebhaft knospenden Organismen teils frei in der Lymphe treibend, teils im Inneren von Fettzellen, während bei dem von mir studierten *Sphaerolecanium* die Bindung der Symbionten an den Wirt eine wesentlich innigere ist.

In diesem Falle leben die nicht minder deutlich zu erkennenden Symbionten nicht frei in der Hämolymphe, sondern in außerordentlich großen Zellen (Mycetocyten). Diese entstehen aus kleinen normalen Fettzellen, in welche die Symbionten eindringen und deren Kerne sich nach dieser Infektion wiederholt teilen und verschmelzen. Auf diese Weise entstehen Zellen, die 125mal größer sind als die Ausgangsformen. Zweifellos spiegelt sich in dieser Lokalisation der Symbionten ein innigeres Verhältnis zwischen Wirt und Symbiont wieder. Bei *Diaspis pentagona* beobachtet man zahlreiche Mycetocyten, die auf den ersten Blick keine größeren Unterschiede gegenüber denen der Lecaniine zeigen. Sie sind etwas regelmäßiger gestaltet und mit rundlichen Symbionten erfüllt. Verfolgt man jedoch die Genese der beiden Mycetocytentypen, so ergibt sich eine prinzipielle Verschiedenheit ihrer Entstehung. Während sie sich im ersten Fall aus normalen Fettzellen ableiten, stammen im zweiten Fall, wie wir zeigen werden, die polyploiden Kerne von den Richtungskörpern und nicht, wie man anfangs glaubte, von Fettkernen ab.

Wie in so vielen anderen Fällen dienen der Übertragung spezifische Infektionsformen der Symbionten. Bei *Diaspis pentagona* erscheinen in den reifenden Weibchen, welche bereits dotterreiche Eier enthalten, besondere kleine Mycetocyten mit runden Kernen, in denen die Symbionten, welche sonst oval sind, schlank und zugespitzt geworden sind. Diese Zustände sind es dann, welche allein alsbald in den Ovariolen jeweils zwischen den Ei- und Nährzellen im Follikel erscheinen. Von hier treten sie dann in den Raum zwischen Follikel und Nährstrang, der so zu einer Art Übertragungstasche wird.

Wie in so vielen anderen Fällen werden diese der Eiinfektion dienenden unbeweglichen Stadien der Haemolymphe übergeben und in ihr mit völliger Sicherheit an die allein für den Übertritt in den Follikel bestimmten Orte getragen. Welche Kräfte hierbei im Spiele sind, ist heute noch völlig rätselhaft.

Wenn die drei jedem Ei zugeteilten Nährzellen degenerieren, gleiten die Symbionten längs des Nährstranges an den oberen Eipol, wo sie unter Beibehaltung ihrer spezifischen Gestalt bis zur Bildung des Blastoderms verharren. Wenn die Symbionten herabgleiten, hat die Bildung der beiden Richtungskörper bereits eingesetzt. Sie werden in der gewohnten Weise an den Rand des Dotters geschoben, sind aber wesentlich größer als in den Fällen, in denen sie der Auflösung entgegengehen, und werden von dichtem Plasma umgeben. Im wesentlichen gleichen sie dem alsbald sich mit dem männlichen Kern vereinigenden weiblichen Vorkern. Ihr Verschmelzungsprodukt teilt sich alsbald und liefert so die ersten Furchungskerne. Von ihnen nähert sich einer den inzwischen in den Dotter zurückgesunkenen Richtungskernen. Es kann dies bereits einer der beiden ersten Kerne sein, meistens handelt es sich um einen der ersten 8, seltener um einen der 16 oder 32 Furchungskerne.

Zu dieser Zeit liegen dann in der Peripherie, zumeist nahe beieinander, drei Kerne, nämlich der Furchungskern und zwei Richtungskerne. In seltenen Fällen hat sich aber der erste Richtungskern nochmals geteilt, so daß man dann eine Gruppe von vier Kernen zählt.

Jetzt entwickelt der auf sie zuwandernde Furchungskern eine Spindel mit 16 Chromosomen, zu denen sich auf dem Metaphasestadium auch die Chromosomen der beiden Richtungskerne, d. h. 16 plus 8, gesellen. So entsteht die erste polyploide Spindel mit 40 Chromosomen, deren Abkömmlinge ausschließlich die künftigen Mycetocyten liefern.

Dabei ist es überaus interessant, zu beobachten, wie zwei Furchungskerne, wenn sie sich zufällig berühren, niemals zu einer Verschmelzung kommen, während der Kontakt eines Furchungs- und eines Richtungskernes zu sofortiger Vereinigung führt. Man wird sich hierbei daran erinnern, daß ja die Richtungskerne, im Grunde genommen, Vorkerne von Ei-Zellen darstellen, welche die Natur zugunsten der Schwesterzelle opfert. Auch Hughes-Schrader spricht, wo sie von den vergleichbaren Phänomenen bei *Pseudococcus* handelt, von einer Art sexueller Potentialität der Richtungskerne.

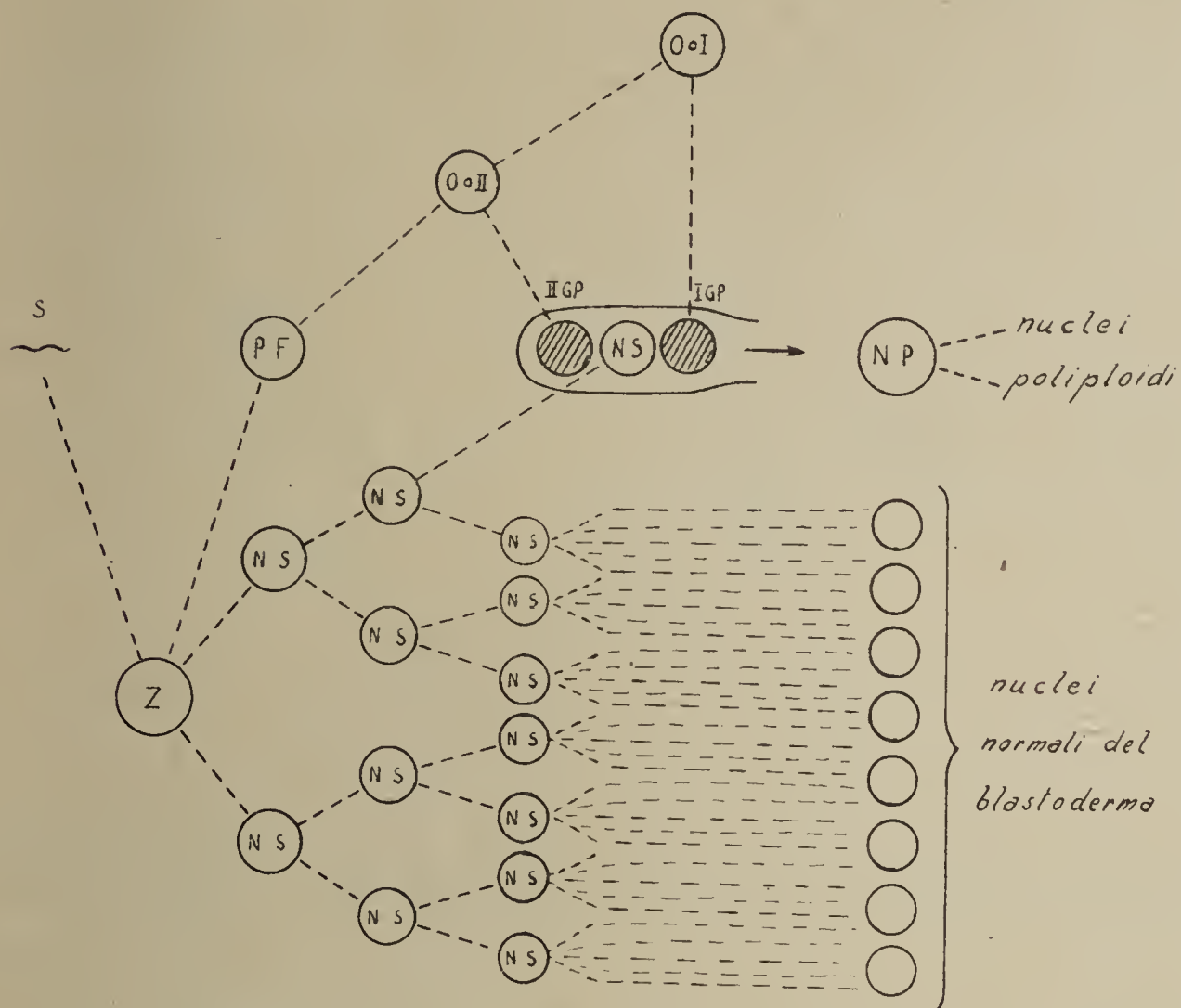


Abb. 1. Oogenese und Frühembryonalentwicklung bei *Diaspis pentagona*.

Oo I = Oocyte 1. Ordnung; Oo II = Oocyte 2. Ordnung; I GP, II GP = 1. und 2. Richtungskörper, PF = weiblicher Vorkern; S = Spermatozoon; Z = Syncarion; NS = Furchungskern; NP = polyploider Kern.

Dank fortgesetzter Teilungen bilden die Derivate dieses ersten polyploiden Kernes allmählich einen ganzen Sektor gleichgearteter Zellen, der sich überaus scharf von dem übrigen kleinzelligen Blastoderm abhebt. Er nimmt schließlich zwei Drittel der ventralen Seite des Blastodermstadiums ein, während der restliche Bezirk die Anlage des Keimstreifs darstellt. Wenn diese dann beginnt, sich einzustülpen, macht sich unter den immer noch am oberen Pol vereinigten Symbionten die Tendenz bemerkbar, sich immer mehr über den polyploiden Sektor auszubreiten. Niemals verirren sie sich hierbei in andere Bereiche. In dem Maße, in dem die Kerne mit den Symbionten in Berührung kommen, bilden sie um diese Zellgrenzen und entstehen so die Mycetocyten.

Im Zusammenhang mit der nun einsetzenden Invagination des Keimstreifs verändert sich die Lage der Mycetocyten derart, daß sie, wenn die Anlagen der Mundteile und Extremitäten sprossen, eine rundliche Ansammlung am Ende des abdominalen Fortsatzes bilden.

Während dieser Verlagerung tritt an Stelle der spezifischen Gestalt der Infektionsformen die ursprüngliche ovale.

Während sich anfangs die beiden Geschlechter hinsichtlich der Zahl der Mycetocyten nicht unterscheiden, machen sich am Ende des zweiten Larvenstadiums Unterschiede bemerkbar. Bei den Männchen stellt man dann eine Neigung der Mycetocyten, sich zusammenzuballen, fest. Es treten schließlich deutliche Kennzeichen einer tiefgehenden Degeneration-Kernpyknose und Kernfragmentation ein, welcher eine Entartung der Symbionten parallel geht, die schließlich zu ihrer Auflösung führt.

In beiden Geschlechtern stellt man eine sehr auffallende Affinität zwischen Mycetocyten und Önocyten fest.

Vergleichen wir zum Schluß die Symbiosen der beiden hier behandelten Cocciden, so wird die Sonderstellung der Diaspinensymbiose evident.

Bei *Sphaerolecanium* kommt es zwar nicht zu spezifischen Infektionsformen der Symbionten, aber die Wege der Übertragung sind in beiden Fällen die gleichen und dokumentieren so die engere Verwandtschaft. Völlig verschieden hingegen ist die Art und Weise, wie in den beiden Fällen die Mycetocyten gebildet werden. Bei der Lecaniine gehen die Richtungskerne zugrunde und versorgen diploide Fettzellen die Symbionten, bei der Diaspine entstehen polyploide Mycetocytenkerne aus der Vereinigung der Richtungskerne mit einem frühen Furchungskern.

Nach allem, was man heute weiß, darf man annehmen, daß dieser Unterschied für alle Vertreter der beiden Unterfamilien gilt.

L I T E R A T U R

BROWN S. W. and BENNETT W. On sex determination in the diaspine scale *Pseudaulacaspis pentagona* Targ. (Coccoidea). Genetics, 42, 510—523, 1957. — BUCHNER P. Endosymbiose der Tiere mit pflanzlichen Mikroorganismen. Stuttgart 1953. — BUCHNER P. Endosymbiosestudien an Schildläusen. I: *Stictococcus sjoestedti*. Zeit. Morph. Oekol. Tiere, 43, 262—312, 1954. — HUGHES-SCHRADER S. Cytology of Coccids (Coccoidea Homoptera). Adv. in Genetics, 2, 127—203, 1948. — SCHRADER F. Origin of mycetocytes in *Pseudococcus*. Biol. Bull. 279—295, 1923. — SILVESTRI F. Contribuzioni alla conoscenza biologica degli imenotteri parassiti: I, Biologia del *Litomastix truncatellus* (Dalm.). Boll. lab. Zool. Agr. Portici, 1907. — TREMBLAY E. Ciclo cromosomico e simbiosi endocellulare nella *Diaspis* (= *Pseudaulacaspis*) *pentagona* Targ., 150—227, Boll. Lab. Ent. Agr. Portici 1960. — TREMBLAY E. Osservazioni sulla oogenesi e sulla simbiosi endocellulare dello *Sphaerolecanium prunastri* Fonsc. e dell'*Eulecanium coryli* L. (inedito).

CARIOLOGIA DI POPOLAZIONI PARTENOGENETICHE E BISESSUATE DI *TROGLOPHILUS CAVICOLA* KOLL. (Ins. Orthopt.)

(Notulae orthopterologicae. XV)

Prof. BACCIO BACCETTI

Stazione di Entomologia agraria. Firenze, Italia

Troglophilus cavicola Koll. è un elemento assai caratteristico della fauna cavernicola medio europea, che dalla Grecia, Jugoslavia, Cecoslovacchia, Dalmazia, Carniola ed Austria centro meridionale si spinge lungo il margine meridionale delle Alpi nel Trentino e nella Lombardia. Per quanto sino ad oggi si sa, la specie non sembra mostrare un evidente differenziamento razziale, almeno riscontrabile sulla base delle caratteristiche morfologiche, neppure nelle popolazioni poste ai margini del suo esteso areale. Una caratteristica assai spiccata, tuttavia, è stata riscontrata quasi costantemente nelle sole popolazioni lombarde: mentre nelle grotte delle rimanenti regioni abitate si incontrano con ugual frequenza maschi e femmine, in quelle

delle provincie di Brescia e di Como, che sono poste ai margini occidentali della geonemia, i maschi risultano estremamente rari. Infatti in tutto il materiale fino ad oggi raccolto nella zona, e che è stato sempre pubblicato (cfr., per i dati riassuntivi, Capra, 1951 e 1959) solo due volte è stato incontrato il sesso maschile, in una percentuale inferiore al 2%. In una sola grotta del Bresciano (Conca di Odolo), secondo un dato nuovo che qui per la prima volta comunico, si incontrano in ugual numero i due sessi. Nelle altre cavità la ipotesi di una partenogenesi geografica, avanzata da Capra nel 1951, rimane assai plausibile.

Per confermare sperimentalmente l'ipotesi ed approfondirne carilogicamente le basi ho effettuato una serie di ricerche, delle quali riferisco in questa sede i risultati salienti. Poichè la citologia del genere *Troglophilus* era sino ad oggi del tutto ignota¹ ho compiuto anzitutto osservazioni preliminari su esemplari delle popolazioni sempre bisessuate del Trentino, che ho successivamente messo a confronto con individui dei due sessi di

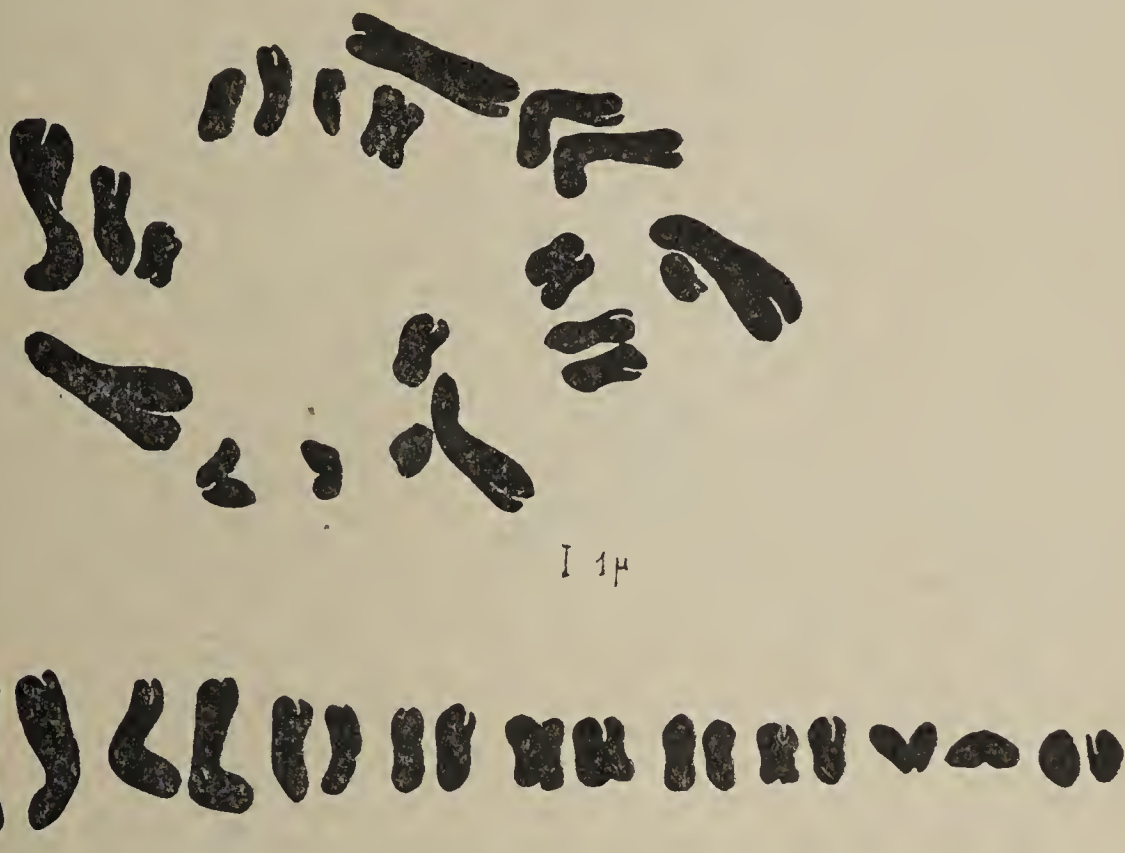


Fig. 1. Metafase spermatogoniale e carigramma di un giovane maschio di *Troglophilus cavicola* Kollar raccolto in provincia di Brescia (Tampa di Ranzone). L'eterocromosoma è, nel carigramma, il primo a sinistra.

popolazioni bresciane, esaminando il tipo di oogenesi delle femmine partenogenetiche, la spermatogenesi dei rarissimi maschi presenti nelle popolazioni partenogenetiche stesse confrontata con quella di popolazioni normali ed infine esaminando il patrimonio cromosomico, ai fini dell'accertamento di una eventuale poliploidia (è noto infatti che spesso la poliploidia si instaura unitamente alla partenogenesi completa: White, 1954), in popolazioni di Brescia sicuramente partenogenetiche ed in quella, sempre di Brescia, bisessuata che ho avuto la fortuna di ricevere in studio.

Il materiale del Trentino è stato raccolto presso Rovereto (Bus del Parolet, 14-XI-59, molti ♂♂ e ♀♀, Benetti leg.); quello della Lombardia presso Brescia: Tampa di Ranzone, 6-II-1960, 99 ♀♀ e 1 ♂ (Allegretti, Blesio et De Carli leg.); Conca di Odolo, zona carsica sopra Bione, 2-VIII-59, molti ♂♂ e ♀♀ (Allegretti leg.). La dissezione degli esemplari vivi è stata effettuata in laboratorio; le gonadi e gli ovarii sono stati

¹ Ho già dimostrato in altra sede (Baccetti, 1958) che il numero diploide femminile di 20 assegnato da Buchner (1910) ad un *Troglophilus* sp. vivente a Napoli, e riportato da Makino (1951) è certamente errato, dato essenzialmente che nessuna specie di *Troglophilus* vive in Campania, e che le *Dolichopoda* di Napoli (*geniculata* Costa) hanno un corredo femminile di 32 cromosomi.

colorati mediante la reazione di Feulgen effettuata in toto e seguita da schiacciamento o condotta su sezioni, e con ematossilina ferrica sempre su sezioni.

Il corredo cromosomico delle tre popolazioni è risultato identico: in tutti i casi sono presenti 20 autosomi, ed i cromosomi del sesso sono distribuiti secondo la formula X-O. Nel maschio sono infatti presenti 21 cromosomi, dei quali l'eterocromosoma è il maggiore (raggiungendo, se disteso, gli 8 micron) ed ha il centromero posto a circa $\frac{3}{4}$ della lunghezza; fra gli autosomi sono particolarmente evidenti 3 coppie submetacentriche, lunghe dai 5 ai 6 micron, mentre le altre 7 coppie sono acrocentriche o subacrocentriche e variano in lunghezza da 1 a 3 micron. La larghezza di tutti i cromosomi è quasi costante, mantenendosi fra 1 micron (negli elementi più piccoli, i quali sono perciò puntiformi) e 1,5 micron nei più grandi. Il corredo della femmina risulta di 22 cromosomi, fra i quali sono particolarmente evidenti i due X submetacentrici e lunghi 8 micron. I 20 autosomi sono del tutto identici a quelli del maschio.

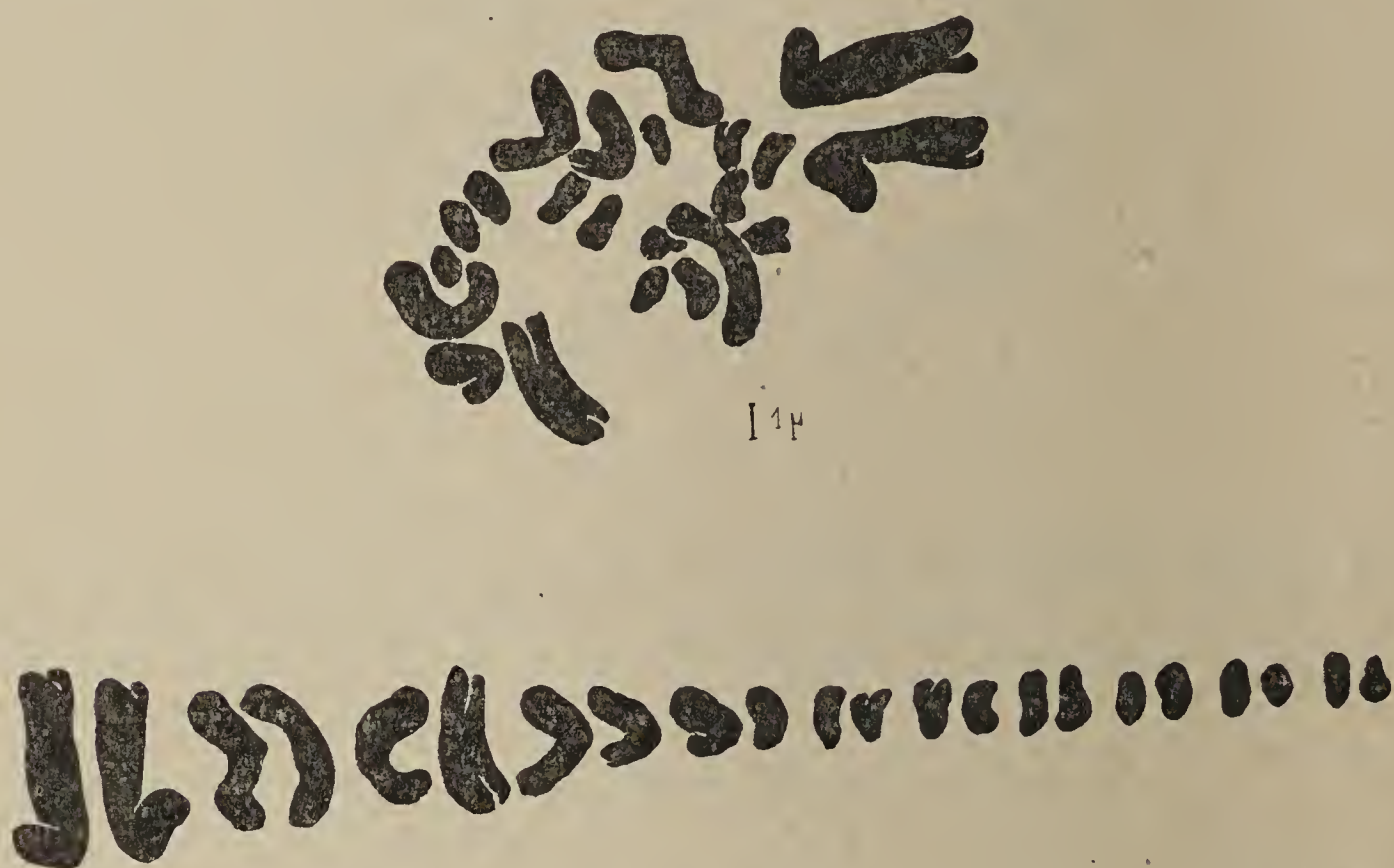


Fig. 2. Metafase ovogoniale e carigramma di una giovane femmina di *Troglophilus cavicola* Kollar raccolta in provincia di Rovereto (Trento. Bus del Parolet). La coppia di eterocromosomi è raffigurata, nel carigramma, alla estrema sinistra.

Tanto il maschio rinvenuto nella popolazione partenogenetica, quanto i numerosi maschi delle popolazioni bisessuate lombarde e trentine hanno mostrato di avere in atto una spermatogenesi identica e del tutto normale. Anche la oogenesi delle tre popolazioni non ha mostrato caratteristiche particolari, fatta eccezione per la costante presenza di una sola divisione meiotica riscontrata nelle femmine partenogenetiche raccolte nel bresciano.

Negli Ortotteri sono sinora noti due tipi di partenogenesi, sempre telitoca, ameiotica e completa (sensu White, 1954). Nel primo di essi (il caso della sola *Saga pedo* Pallas) questa è associata ad una tetraploidia ($2n = 68$) costante (Matthey, 1939, 1941) riscontrabile mediante il confronto con altre *Saga* bisessuate: *lucasi* Sauss. (= *gracilipes* Uvarov), *cappadocica* Wern. ed *ephippiger* F. W. (Matthey, 1946, 1949; Goldschmit, 1946) tutte mantenentisi diploidi ($2n = 33$, nel maschio). Sempre secondo Matthey (1946) il fenomeno presente in *Saga pedo* sarebbe da definirsi come partenogenesi geografica.

Nel secondo tipo, noto in una famiglia del tutto diversa, quella dei Tetrigidi, la frequente partenogenesi evidenziata è pure telitoca, però non accompagnata da poliploidia. In questo processo pure manca con probabilità una delle due divisioni meiotiche (che viene normalmente stimolata dall'ingresso dello spermio); i rarissimi maschi presenti, mostranti sempre la formula X-O, sono verosimilmente originati da una anomalia premeiotica riguardante gli eterocromosomi.

Il caso da me presentemente segnalato, che estende il comportamento alla superfamiglia dei Grillacridoidei, è pure da classificarsi come partenogenesi telitoca completa di tipo ameiotico nel senso di White (1954). Esso risulta disgiunto da poliploidia (e differisce nettamente da quello di *Saga pedo*) e sembra perfettamente comparabile con quello riscontrato nei Tetrigidi da Nabours (1919—1930) e da Robertson (1925—1931). E' pertanto molto verosimile che anche nel caso presente i rari maschi riscontrabili (mostranti una formula X-O del tutto simile a quella degli individui di popolazioni non partenogenetiche) siano originati da una anomalia cromosomica premeiotica. E' anche certo che la fecondazione effettuata da tali maschi (nei quali

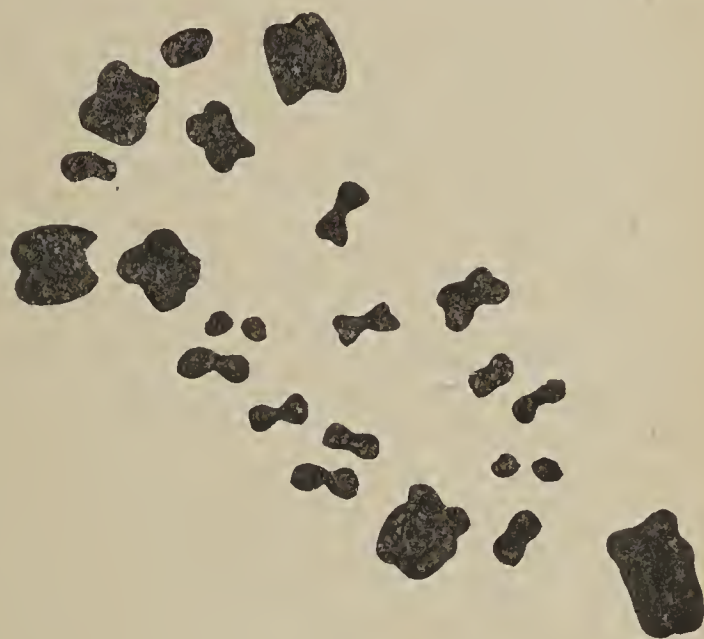


Fig. 3. Metafase spermatogoniale molto avanzata in un giovane maschio di *Troglophilus cavicola* Kollar raccolto nel Trentino (Bus del Parolet). Microfotografia di un preparato per schiacciamento. Feulgen reazione, 2140 diam.

esistono normali spermi) possa stimolare nelle uova una normale meiosi, conservando all'embrione il consueto numero diploide. Lo dimostra l'assetto cromosomico, sempre diploide, degli individui raccolti nella Conca di Odolo, ove il numero dei maschi uguaglia quello delle femmine, pur essendo nel pieno della zona nella quale la specie è solitamente partenogenetica. La presenza di una colonia isolata di individui dei due sessi nell'area ove la specie sembra riprodursi esclusivamente per partenogenesi (quest'ultima posta ai limiti della intera geonemia della specie) sta a dimostrare che le caratteristiche del fenomeno sono quelle di una partenogenesi geografica in via di affermazione. E' per il momento prematuro attribuire alle popolazioni lombarde il valore sistematico di una razza a sè stante.

BIBLIOGRAFIA

- BACCETTI B., 1958. Notulae orthopterologicae. IX. Osservazioni carilogiche sulle *Dolichopoda* italiane. — Redia, 43: 315—327, 6 figg. — BUCHNER P., 1910. Zur Bedeutung der Heterochromosomen. — Arch. Zellf., 5: 449—463, I tav. — CAPRA F., 1951. Il *Troglophilus cavicola* Kollar in Lombardia. — Mem. Soc. Ent. Ital., 30: 141—144, 1 fig. — CAPRA F., 1959. Un nuovo reperto di *Troglophilus* in Lombardia. — Boll. Soc. Ent. Ital., 89: 45—48. — GOLDSCHMIDT E., 1946. Polyploidy and parthenogenesis in the genus *Saga*. — Nature, London, 158: 587. — MAKINO S., 1951. An atlas of the chromosome numbers in animals. — II ed., Jowa State College Press, pp. XXVIII + 290. — MATTHEY R., 1939. La formule chromosomiale de la sauterelle parthénogénétique *Saga serrata* Fabr., et de l'*Ephippigera vitium*. — C. R. Soc. Biol. Paris, 132: 369—360. — MATTHEY R., 1941. Etude biologique

et cytologique de *Saga pedo* Pallas (Orthoptères: Tettigoniidae). — Rev. Suiss. Zool., 48: 91—102. — MATTHEY R., 1946. Demonstration du caractère géographique de la parthénogénèse de *Saga pedo* Pallas et de sa polyploidie, par comparaison avec les espèces bisexuées *S. ephippigera* Fisch. et *S. gracilipes* Uvarov. — Experientia, 2: 260—261. — MATTHEY R., 1949. Les chromosomes de *Saga cappadocica* Wern. (Orthoptera, Tettigoniidae). — Arch. Klaus-Stift. Vererb. Forsch., 25: 44—45. — NABOURS R. K., 1919. Parthenogenesis and crossing over in the grouse locust *Apotettix*. — Ann. Nat., 53: 131—142. — NABOURS, R. K., 1929. The genetics of the Tettigidae. — Bibliogr. Genet., 5: 27—104. — ROBERTSON W. R. B., 1925. The chromosomes of Dr Nabours' parthenogenetically produced Tettigidae. Anat. Rec., 31: 307—308. — ROBERTSON, W. R. B., 1931. On the origin of partheno-produced males in Tettigidae (*Apotettix* and *Paratettix*). — Genetics, 16: 353—356. — WHITE M. J. D., 1954. Animal cytology and evolution. — Cambridge Univ. Press, pp. XIV + 454, 146 figg.

LATENT RADIATION DAMAGE AND MITOSIS IN INSECT CELLS

W. F. BALDWIN

Atomic Energy of Canada Limited, Chalk River, Ontario

Manuskript nicht eingegangen

ABSTRACT

The molting times of nymphs of the blood-sucking bug *Rhodnius* are delayed if the insects are fed immediately after irradiation; the molting times are almost normal if feeding is delayed for a period after exposure. The delay in molting is due to mitotic inhibition, cell division and molting proceed at successively faster rates with longer periods (up to 4 weeks) between irradiation and feeding. The delay in mitosis following X-irradiation is readily studied in this insect because of the high degree of synchrony in the onset of division in the epidermal cells following a feeding. A significant part of the overall delay occurs during the metaphase stage of division. This tendency of molting times to be normal when feeding is delayed implies recovery of nondividing epidermal cells from radiation damage.

L'AUTOGENIA NELLE POPOLAZIONI DEL COMPLESSO «CULEX PIPIENS» NELLA PROVINCIA DI LATINA (Italia Centrale)

LIDIA LA FACE

Il problema del complesso «*Culex pipiens*» è ancora presentemente oggetto di ricerche in differenti regioni del mondo, non solo per l'interesse che esso presenta per ciò che riguarda il meccanismo di formazione delle specie, ma anche perchè alcune forme che entrano nella sua composizione possono aver importanza nella diffusione dei virus causa della malattia nota sotto il nome di «encefalomielite equina» e della dengue. Com'è noto, sono state distinte, nella regione paleartica, e specialmente in base ai caratteri biologici, due forme principali di questo complesso; il *Culex pipiens* Linn., anautogeno, eurigamo, eterodinamo a tendenze ornitofile e il *C. molestus* Forskäll, autogeno, stenogamo, omodinamo ed orientato specialmente verso i mammiferi, ma non è stato definitivamente stabilito se esse debbano considerarsi come specie distinte oppure sottospecie della specie linneana *Culex pipiens pipiens*. Il problema è complicato dal fatto che i caratteri biologici indicati come propri di ognuna delle due forme non appaiono sempre associati l'uno all'altro. Sono state infatti distinte popolazioni anautogene e stenogame ed altre che non presentano l'eterodinamia. Più difficile ancora appare la distinzione delle due forme in base alle preferenze alimentari. Ceppi di *C. molestus* omogenei per quanto riguarda

la stenogamia e l'autogenia possono presentare la più grande variabilità circa la scelta della alimentazione sanguigna. Alcuni ritengono che la forma « *molestus* » possa rappresentare un complesso di opecie sorelle (« sibling species »), indistinguibili morfologicamente, ma separate da barriere genetiche. Un problema simile si presenta anche per la forma *pipiens*, sebbene quest'ultima non abbia ricevuto finora sufficiente attenzione sotto questo punto di vista.

A partire da qualche anno, e cioè dal 1955, ho cercato di stabilire se nella provincia di Latina — vasta zona dell'Italia centrale compresa fra i monti Lepini, Ausoni, Aurunci e il mar Tirreno, limitata a nord dal fiume Astura e a sud dal Garigliano — fosse possibile individuare popolazioni riferibili alle due forme « *pipiens* » e « *molestus* » e la loro relativa abbondanza. Poichè l'autogenia, cioè la capacità di deporre uova senza nutrizione di sangue o senza alcun altro alimento assunto nella fase adulta, è considerata come il principale carattere biologico atto a distinguere il « *molestus* » dal « *pipiens* », ho cercato di stabilire la frequenza di tale carattere allevando in laboratorio parecchie colonie ottenute da larve o da adulti provenienti da habitat diversi di zone urbane e rurali come anche di zone disabitate e selvatiche. In 40 su 63 colonie, la stenogamia e l'autogenia sono state evidenti sin dalla prima generazione di laboratorio e questi caratteri propri del *molestus* si sono mantenuti invariati per molte generazioni successive, anche per lo spazio di più anni e ciò tanto per colonie mantenute in ambiente a temperatura normale, variabile nelle diverse stagioni, quanto in altre mantenute permanentemente alla temperatura di 25—27° C. Parte delle suddette 40 colonie autogene hanno avuto origine da femmine catturate in abitazioni di centri urbani oppure in abitazioni e ricoveri animali di centri rurali. In questi ultimi, un habitat particolarmente ricercato dalla forma riferibile al « *molestus* » è quello creato dalle popolazioni umane stabilitesi nei poderi sorti nella regione una volta deserta e malarica ed è rappresentato dai pozzi in cui vengono raccolte le acque luride delle stalle delle concimaie. Tali ambienti presentano molta analogia con quelli scuri, sotterranei ricercati dal « *molestus* » nelle zone urbane, quali ad es. le fogne, le cantine invase da acque di infiltrazione etc. Infatti, le acque fortemente contaminate, cariche di residui organici dei suddetti pozzi rurali offrono condizioni adatte per un rigoglioso sviluppo larvale di popolazioni riferibili al « *molestus* » ed anche opportuno riparo agli adulti che si vedono sostare a migliaia sulle pareti in ogni stagione dell'anno. In questi stessi ambienti ho spesso osservato femmine col sangue nell'intestino. Si trattava probabilmente di femmine che, dopo aver fatto una prima ovodeposizione per autogenesi, avevano abbandonato temporaneamente il loro rifugio per nutrirsi di sangue sull'uomo o sugli animali — sangue necessario per una seconda ovodeposizione — e vi erano ritornate per compirvi la digestione, la maturazione e la deposizione delle uova. Ciò dimostra ancora una volta che la capacità autogena non sopprime nel « *molestus* » l'aggressività verso l'uomo e gli animali.

Il comportamento, particolarmente per ciò che riguarda l'autogenia, è stato alquanto diverso nelle altre 23 colonie ottenute partendo da femmine adulte rinvenute in ambienti alquanto diversi dalle abitazioni urbane e rurali e dai pozzi rurali su descritti, cioè in rifugi naturali anche lontani dalle zone abitate, rappresentati da volte di ponti, crepacci nelle pareti di vecchi edifici in rovina o di capanne non più in uso, dagli interstizi di cumuli di pietre o di altri materiali, oppure partendo da larve raccolte in acqua piuttosto limpida di canali d'irrigazione, di insenature di fiumi e di ruscelli, in pozze di acqua sorgive dolci o minerali con notevoli variazioni per ciò che riguarda le associazioni vegetali ed animali. Solo in poche colonie derivate da larve o da femmine adulte provenienti da questi ultimi habitat l'autogenia si è manifestata sin dalla prima generazione di laboratorio o nella seconda. L'assenza dell'autogenia nella prima generazione di laboratorio e la sua comparsa nella seconda mi avevano indotta in un primo tempo alla supposizione che negli ambienti extradomestici fossero frequenti femmine fenotipi-

camente anautogene derivate dall'incrocio delle due forme « *pipiens* » e « *molestus* » e che le modificazioni ambientali indotte dall'uso prolungato degli insetticidi in zone urbane e rurali potessero influire sulle abitudini del « *molestus* » allontanandolo, come avevo potuto osservare, dalle case e dai ricoveri animali trattati come anche dalle acque luride peridomestiche. Costretto a ricercare ambienti extradomestici avrebbe potuto avere maggiori probabilità d'incrociarsi in natura con la forma riferibile al « *pipiens* ». La coesistenza delle due forme « *molestus* » e « *pipiens* » negli habitat extradomestici mi era apparsa possibile per il fatto che da larve o da adulti provenienti da essi avevo ottenuto, oltre alle poche colonie con caratteri di « *molestus* » evidenti sin dalla prima generazione di laboratorio, altre colonie riferibili al « *pipiens* ». Infatti l'autogenia non si era presentata non solo nella prima generazione di laboratorio, ma nemmeno in parecchie successive durante un notevole periodo di tempo, talvolta superiore ad un anno. Alla anautogenia si associava una marcata tendenza a nutrirsi sugli uccelli sebbene fosse accettato anche il sangue di coniglio, di cavia o di uomo. In queste colonie, a differenza di quelle riferibili al « *molestus* », nelle quali l'attività genetica non aveva subito interruzioni anche per anni, si erano intercalati periodi di inattività ovarica, della durata di 2—3 mesi, coincidenti con un rifiuto della nutrizione di sangue, sia di uccelli che di mammiferi e ciò tanto in ambienti a temperatura normale quanto in altri riscaldati. Questi periodi di sospensione dell'attività trofica ed ovarica si erano verificati anche due o tre volte nel corso di un anno e in stagioni diverse.

Ulteriori osservazioni su queste colonie, compiute negli ultimi due anni, mi hanno fatto escludere che esse possano riferirsi al « *pipiens* » qualora si vogliano ritenere l'eurigamia e l'anautogenia come caratteri essenziali per distinguere questa forma dal « *molestus* ». Dapprima, l'isolamento di una parte dei componenti di ogni generazione in piccole gabbie delle dimensioni cm. $12 \times 8 \times 8$ e l'esame delle spermateche mi hanno permesso di mettere in evidenza la presenza della stenogamia in queste colonie. Lasciati senza pasto di sangue, gli individui isolati in uno spazio ristretto non deponevano uova fertili per tutto il periodo compreso fra la schiusura dell'immagine e la mortalità completa che poteva verificarsi anche dopo un periodo abbastanza lungo, di 1—2 mesi. Se però si somministrava ad essi la nutrizione di sangue si ottenevano uova fertili. Questo comportamento anautogeno e stenogamo che richiama quello della varietà distinta da Roubaud come *C. pipiens* var. *berbericus*, sebbene non si osservasse una preferenza per il sangue di mammiferi, si è mantenuto per molte generazioni successive, in qualche caso sino alla 17 a. Successivamente, in queste colonie apparentemente anautogene, dopo un certo numero di generazioni, per le più superiore a 10, è comparsa l'autogenia, limitata dapprima al numero scarso d'individui. In alcune colonie nella stessa generazione in cui è comparsa l'autogenia si è manifestato contemporaneamente anche un costante rifiuto di sangue. In altre colonie, la nutrizione di sangue è stata offerta dapprima in ogni generazione, dopo un periodo sufficiente di controllo della capacità autogena, ed accettata più o meno prontamente sia dalle femmine che avevano ovificato per autogenesi sia da quelle che non avevano deposto uova. E' stata poi soppressa dopo poche generazioni successive a quella in cui era comparsa l'autogenia. Tanto il rifiuto spontaneo quanto la soppressione artificiale della nutrizione sanguigna hanno esercitato una azione selettiva per la quale dopo 2—3 generazioni successive alla comparsa dell'autogenia la percentuale di femmine autogene ha raggiunto il 50—70%.

Non sono chiare le cause che hanno determinato la comparsa tardiva dell'autogenia nelle colonie suddette, ma è da notare che esse sono derivate in grandissima maggioranza da individui prelevati da popolazioni naturali adattate ad ambienti di natura extradomestica o selvatica, ecologicamente diversi da quelli delle zone urbane e da quelli non molto dissimili dai primi creati dallo uomo nelle zone rurali. E' probabile

che negli habitat extradomestici e selvatici, non si verifichino le condizioni adatte per l'espressività dei geni dai quali l'autogenia dipende, espressività che potrebbe invece essere favorita dagli habitat domestici e peridomestici dei centri urbani e rurali, come pure da quelli artificiali creati in laboratorio, il che spiegherebbe come da individui apparentemente anautogeni si ottengano, dopo un numero variabile di generazioni di laboratorio e dopo un periodo di tempo che può essere anche notevolmente lungo, colonie nelle quali si manifesta l'autogenia.

Ciò mi sembra in accordo con le vedute di Rozeboom e Kitzmiller secondo i quali il fenotipo « *molestus* » rappresenterebbe una ricombinazione di geni già presenti nelle popolazioni di « *pipiens* » e che potrebbe essere selezionata da un tipo specifico di condizioni ambientali producenti il « *molestus* ».

Qualunque interpretazione si voglia dare alla comparsa ritardata dell'autogenia nelle colonie su cui ho riferito, essa rappresenta una eventualità di cui bisogna tenere conto nelle indagini sulla frequenza dell'autogenia nelle popolazioni naturali del complesso « *Colex pipiens* » in modo da evitare di attribuire alla forma « *pipiens* » o a varietà di essa popolazioni sole apparentemente anautogene e che sono da riferirsi piuttosto alla forma « *molestus* ». Ciò eviterà anche possibili errori quando si vogliano eseguire esperimenti d'incrocio tra le due forme « *pipiens* » e « *molestus* ».

Non ho potuto ancora stabilire se fra le popolazioni di « *molestus* » adattate ad ambienti ecologicamente diversi della regione da me presa in esame, vi sia una tendenza all'isolamento genetico, ma ricerche in tale senso sono in corso.

In complesso, quanto ho riferito a proposito delle colonie apparentemente anautogene tende a mettere in dubbio l'esistenza di popolazioni riferibili alla forma « *pipiens* » nella provincia di Latina, esistenza che alcune osservazioni anteriori avevano fatto ritenere possibile.

Altre osservazioni compiute su popolazioni del complesso. « *C. pipiens* » in località situate al nord della penisola italiana e cioè nel Veneto, in prossimità della frontiera jugoslava, mi hanno dato risultati pressochè simili a quelle ottenute per la regione pontina. Quantunque non si possano ancora trarre conclusioni definitive, le ricerche finora effettuate fanno dubitare della reale esistenza della forma « *pipiens* » nella regione italiana, se si vuole ammettere l'anautogenia come carattere valevole a distinguere questa forma dal « *molestus* ».

PARTHENOGENESE DER GALLERIA MELLONELLA L.

M. STEJSKAL

Facultad de Agronomía, Maracay, Venezuela

Bei der Zucht der *Galleria mellonella* L. für Sammlungszwecke im Jahr 1954 wurde bei einem isolierten, unbefruchteten Weibchen die parthenogenetische Geburt der Larven aus seinen Eiern beobachtet. Dieser biologisch interessante Fall wurde im Jahre 1959 nachgeprüft und nachgewiesen, wie folgt:

a) Schmetterlingsmaterial: Eine Wabe aus einem weisellosen Bienenstocke, angegriffen von großen Wachsmotten *Gall. m.*, wurde in einem Insektarienkäfig isoliert. Es wurde die Entwicklung von großen Larven abgewartet.

b) Wachsmaterial: Eine alte Brutwabe aus einem starken Bienenstock wurde herausgenommen, in eine Holzkiste dicht verschlossen, wohin man vorher eine entsprechende Menge von konzentrierter Essigsäure auf eine Petrischale eingoß. Die Wabe blieb dort 48 Stunden (2).

Diese Zeit genügte, um alle Entwicklungsstadien dieses Schmetterlings zu töten. Dann wurde diese Wabe in kleine Stücke zerschnitten und in eine dicht schließende Blechbüchse gelegt.

c) Kleininsektarien: Kartontöpfchen mit flachem Boden für Trinkwasser, deren Wände mit einem Nagel von 1 mm Durchmesser durchlöchert wurden. In jedes wurde ein Stückchen von der sterilisierten Wachswabe und eine große Larve der *Gall. m.* gelegt. Zugedeckt mit einer Glasplatte.

d) Aufbewahrung der Kleininsektarien: in einem großen, gut schließenden, eisernen Glasschrank. Dieser wurde täglich dreimal gelüftet und zeitweise untersucht. Die Entwicklungsstadien der *Gall. m.* wurden an die Wände der Kleininsektarien mit dem betreffenden Datum notiert.

Temperatur und Feuchtigkeit waren im Arbeitszimmer fast gleich den Verhältnissen draußen. Die Temperatur betrug zwischen +18 bis +30 Grad Celsius.

Aus den 55 isolierten Larven der normalen, gamischen Generation „F“ der *Gall. m.* entwickelten sich 35 Weibchen und 20 Männchen.

Die Weibchen dieser gamischen Generation F blieben in denselben Kleininsektarien mit demselben Stückchen der Wachswabe, von welcher sehr wenig verbraucht wurde, und in demselben Glasschrank. Die Männchen in den Kleininsektarien wurden in einen anderen Glasschrank separiert, um ihre Lebensdauer zu ermitteln.

Parthenogenetische Generation „F₁“

21 Weibchen der gamischen Generation F legten 10 bis 200 (gefundene) Eier und lebten 2 bis 23 Tage. Die Männchen lebten 16 bis 37 Tage.

Nur von 14 Weibchen und dabei noch aus einer geringen Anzahl der Eier schlüpften Larven aus. Aus den Eiern von 7 Weibchen (legten bis 200 Eier) entwickelten sich keine Larven. Bei 14 Weibchen wurden keine Eier beobachtet. Die großen Larven wurden wieder isoliert in frisch ausgestatteten Kleininsektarien.

Aus 24 Larven entwickelten sich 24 Chrysaliden; aus diesen 11 Weibchen und 13 Männchen.

Parthenogenetische Generation „F₂“

Von den parthenogenetisch geborenen Weibchen der Generation F₁ wurden 10 Weibchen zur Weiterzucht verwendet. Nach der Eiablage starben sie nach 9 bis 21 Tagen ab; die Männchen nach 16 bis 42 Tagen. Die toten Weibchen hatten noch Hunderte von Eiern in ihren Eierstöcken. Diese Generation wies wieder tote Eier auf.

Von 17 Larven entwickelten sich 17 Chrysaliden; aus diesen 10 Weibchen und 7 Männchen.

Parthenogenetische Generation „F₃“

Wieder wurden 8 Weibchen zur Weiterzucht gelassen.

Resultat: 17 Larven, aus diesen 17 Chrysaliden und später 10 Weibchen und 7 Männchen.

Außerdem wurden folgende Kreuzungen von der Generation F₂ durchgeführt:

Kreuzung a) Parthenogenetisches Weibchen × parthenogenetisches Männchen.

Resultat: 40 Eier, 6 Larven, 6 Chrysaliden, 4 Weibchen und 2 Männchen.

Kreuzung b) Parthenogenetisches Weibchen × normales Männchen.

Resultat: 32 Eier, 8 Larven, 8 Chrysaliden, 4 Weibchen und 4 Männchen.

Kreuzung c) Normales gamisches Weibchen × parthogenetisches Männchen.

Resultat: 37 Eier, 7 Larven, 4 Weibchen, 3 Männchen.

Diskussion und Konklusion:

Vom Standpunkt der Reproduktion der *Gall. m.* erscheint diese Parthenogenese als akzidente (Tychoparthenogenese).

Dieser Akzident scheint für die Erhaltung der Art eine wichtige Rolle zu spielen, was sich in folgenden Erscheinungen äußert:

Unter normalen Paarungsmöglichkeiten, wenn Weibchen mit Männchen zusammen in einem Insektarium gehalten wurden, lebten die Weibchen 2 bis 4 Tage. Wenn die Weibchen isoliert blieben, lebten sie 2 bis 21 Tage. Man könnte daraus schließen, daß die Weibchen auf eine Gelegenheit der Befruchtung durch die Männchen warteten.

Die Zahl der gelegten Eier bei den isolierten Weibchen beträgt 0 bis 200 (gezählte Eier). Dagegen bei den befruchteten Weibchen 136 bis 715 Eier.

Die toten isolierten Weibchen hatten in den Eierstöcken noch stets Hunderte von Eiern, was wieder auf die Möglichkeit einer Befruchtung deutet.

Mit Rücksicht auf das Geschlecht der parthenogenetischen Generationen erscheint dieser Fall als eine amphoterotoke (amphitoke) Parthenogenese.

Verhältnis der beiden Geschlechter in der parthenogenetischen Generation:

F_1 geboren	11 Weibchen und 13 Männchen
F_2 geboren	10 Weibchen und 7 Männchen
F_3 geboren	10 Weibchen und 7 Männchen
Summe	31 Weibchen und 27 Männchen

im Verhältnis beiläufig 1:1.

Nachdem die Anzahl der Fälle verhältnismäßig gering ist, kann man daraus das endgültige Verhältnis der beiden Geschlechter nicht sicherstellen.

Das Wesentliche dabei aber ist, daß hier ein Bestreben der Natur erscheint, die parthenogenetische Generation durch normale Gamogonie (Zygonese) zu ersetzen.

Die parthenogenetischen Weibchen haben mit der Eiablage gleich nach dem Auschlüpfen aus der Puppe angefangen, die normalen gamischen Weibchen zu Ende des ersten Lebenstages.

Beim Suchen nach Chromosomen der *Gall. m.* in den Ovarien oder Testis der Imago und in den Glandulae salivariae ist es dem Autor nicht gelungen, klare Chromosomenformen zu erzielen und er kann deshalb auf solcher Basis die Grundlage dieser amphoterotoken Parthenogenese nicht erklären.

Analog dem Falle der Parthenogenese der *Psychidae* (3) läßt sich vermuten, daß es sich um eine somatische automiktische Parthenogenese handelt, wobei die reguläre Konjugation und Reduktion der Chromosome erfolgt. Die zygoide Zahl der Chromosomen ist wiederhergestellt bei Fusion des sekundären Polarnukleus mit dem Einukleus. Nach Ankel scheint der Befruchtungsausfall selbst die parthenogenetische Entwicklung zu veranlassen, da das Ei aus sich selbst heraus die Möglichkeit haben müsse, den haploiden Zustand in den Diploiden zurückzuführen (1).

Die nachfolgende Beobachtung gehört zwar nicht in den Rahmen der Genetik, soll aber die hohe Vitalität der *Gall. m.* erklären, welche außerhalb des Vorteiles der Parthenogenese noch interessante ökologische Eigenschaften aufweist: den Kannibalismus und Ernährung mit anderen toten Insekten.

Die frisch geschlüpften Larven der *Gall. m.* in dem Insektarium gingen von der Wachswabe auf den Kadaver ihrer Mutter über und fraßen von diesem das Abdomen aus. Sie nährten sich auch von den weichen Teilen der ihnen vorgelegten toten Insekten, mit Ausnahme der Käfer, welche einen zu harten Chitinpanzer haben.

Diese zwei erwähnten ökologischen Umstände deuten auf die Möglichkeit der Erhaltung dieser Art auch im Falle, daß ein Bienenstand von seiner Stelle weggeschafft wird.

Deswegen wäre die *Gall. m.* nicht ausschließlich als assoziiertes Insekt der Bienenstände zu betrachten.

Die hier erwähnte Parthenogenese der *Gall. m.* ist unter Voraussetzung des tropischen Klimas zu betrachten. Es läßt sich nicht voraussagen, wie sie im gemäßigten Klima verlaufen würde.

LITERATUR

1. JAHN, Else (1955). Parthenogenese im Tierreich und ihre Bedeutung für die Erhaltung der Art. Zentralblatt für das gesamte Forstwesen. 74 (2): 111—119. — 2. JORDAN, R. (1957). Essigsäure zur Bekämpfung der Wachsmotte, vor allem aber zum Entkeimen nosemainfizierter Waben. Bienenvater, 78 (6). — 3. SUOMALAINEN, Esko. (1950). Parthenogenesis in Animals. Advances in Genetics. III: 193—267.

NACHWEIS DES MENDELNS VON CHROMOSOMEN UND EINES AUTOSOMALEN CHROMATIDENSTÜCKAUSTAUSCHS BEI DER MÜCKE *PHRYNE CINCTA* MIT HILFE DER SPEICHELDRÜSENANALYSE

B. E. WOLF und EVA STRUCK*

Genetisches Institut der Freien Universität, Berlin-Dahlem

In den polytären Kernen von *Phryne cincta* ($2n = 6 + XX \text{ ♀}$ bzw. $XY \text{ ♂}$) sind die Riesenchromosomen in der Regel isoliert gelegen und durch Größen- und Strukturunterschiede eindeutig und leicht zu unterscheiden (Wolf, 1957). Besonders klar tritt das Chromomerenmuster an den Chromosomen gewisser großer Zellen des Mitteldarms hervor. In den Speicheldrüsen erreicht es die nötige Klarheit, wenn die Tiere nicht bei Zimmer-, sondern bei niedrigen Temperaturen (wenig über 0°C) aufgezogen werden. Die leichte Züchtbarkeit und die Eignung der Art für cytologisches Arbeiten waren der Grund, sie für cytogenetische Experimente heranzuziehen. Durch Kreuzung von Individuen mit spontanen Chromosomenaberrationen untereinander wurden eine Anzahl cytologisch definierter reiner (d. h. strukturiert homozygoter) Rassen geschaffen. Diese differierten in mehreren Strukturmerkmalen, hauptsächlich bezüglich der Chromomerensequenz in einigen Abschnitten von einzelnen oder mehreren Chromosomen. Als erstes war es bereits gelungen, durch Kreuzung von zwei solchen Rassen, die sich in der Struktur ihrer X-Chromosomen unterschieden, mit Hilfe der Speicheldrüsenanalyse einen lokalisierten Chromatidenstücktausch im X-Chromosom hybrider ♀♀ nachzuweisen. (Wolf, 1956). Außerdem konnte experimentell bewiesen werden, daß die Frequenz dieses Stücktausches in einem hohen Maße von der Aufzuchttemperatur der Hybriden abhängig und mit modifikatorischen Veränderungen an den Riesenchromosomen (Unterschiede in der Bündelungsdichte der Einzelfibrillen) korreliert ist. Bei hoher Temperatur ergab sich eine mittlere Frequenz des crossing over von nur 2,4%, bei niedriger dagegen von 20,3% (Wolf, 1958).

Nach diesem Ergebnis bestand großes Interesse, Chromatidenstücktausch auch in den Autosomen dieser Mücke cytologisch nachzuweisen und dessen Beeinflussbarkeit durch Umwelt- und genetische Bedingungen zu untersuchen. Folgende Fragen bestanden: 1. Kommt bei *Phryne cincta*, genau wie bei *Drosophila* und — nach dem genetischen Befund von Bauer (1946) — bei *Phryne fenestralis*, Austausch nur im homogametischen, jedoch nicht im heterogametischen Geschlecht vor? 2. Wird die Ausschaltung des Austausches im heterogametischen Geschlecht durch die Anwesenheit des Y-Chromosoms verursacht? 3. Läßt sich die Frequenz des Austausches in den Autosomen in ähnlicher Weise wie im X-Chromosom exogen kontrollieren und mit modifikatorischen strukturellen Veränderungen an den Riesenchromosomen korrelieren?

Vorliegend sind die zwei erstgenannten Fragen auf cytologischer Basis beantwortet worden. Der Nachweis eines Chromatidenstücktausches in den Autosomen gelang am Chromosom 2

* Die Arbeit wurde mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt.

unter Verwendung zweier gekoppelter paracentrischer Inversionen, die als Strukturmerkmale dienten. Die eine der Inversionen, die mit 2 a symbolisiert wird, liegt in der Mitte des kurzen Armes des Chromosoms, der durch 3 dicke auffallende Querscheiben am proximalen Ende gekennzeichnet ist. Die andere Inversion, 2 b genannt, ist kleiner und liegt ziemlich genau in der Mitte des Abschnittes zwischen der Aufblähung der Spindelansatzregion und der von Wolf (1957, p. 400—401) beschriebenen konstanten Einschnürung des langen Armes dieses Chromosoms.

Mit dem Ziel, neben dem Chromatidenstücktausch gleichzeitig das Mendeln der Chromosomen untereinander mit Hilfe der Speicheldrüsenanalyse nachzuweisen, wurde in das Experiment noch eine große subterminale paracentrische Inversion in Chromosom 3 einbezogen. Besonders leicht erkennbar ist die mit 3 b symbolisierte Inversion durch die nicht mitinvertierten Endabschnitte des Armes, die wegen ihrer Kürze keine Homologenpaarung zeigen und an der Ursprungsstelle der Inversion zwei kleine, auffallende Zipfel bilden. Beim Fehlen der Inversion ist Chromosom 3 ohne weiteres von Chromosom 2 durch seinen Spindelansatzbereich zu unterscheiden, der gewöhnlich ebenfalls verbreitert ist und eine einzelne, markante dicke Scheibe trägt. Schließlich ist auch eine Verwechslung der zwei V-förmigen Elemente mit dem stabförmigen Autosom 4 durch einen großen Block von α -Heterochromatin an dessen proximalem Ende unmöglich.

Alle Individuen der Stämme, die zum Experiment herangezogen worden sind, enthielten im Diploidsatz durchschnittlich 2 überzählige Chromosomen. Diese Elemente sind bei *Phryne* in der Mitose wie im polytären Kern strukturidentisch mit dem Y-Chromosom. In den Hybriden, die für die drei beschriebenen Inversionen heterozygot waren, traten neben dem X-Chromosom also auch bei den ♀♀ Y-Chromosomen auf.

Weibliche sowie männliche inversionsheterozygote Tiere wurden mit einem Individuum der homozygoten Ausgangsstämme rückgekreuzt. Meist lautete die Rückkreuzungsformel wie folgt:

$$\frac{2a}{\text{---}} \frac{2b}{\text{---}} \frac{3b}{\text{---}} \times \frac{\text{---}}{\text{---}} \frac{\text{---}}{\text{---}} \frac{\text{---}}{\text{---}} \text{ oder umgekehrt } \frac{\text{---}}{\text{---}} \frac{\text{---}}{\text{---}} \frac{\text{---}}{\text{---}} \times \frac{2a}{\text{---}} \frac{2b}{\text{---}} \frac{3b}{\text{---}}$$

Mit den Strichen ist eine Standardsequenz der Chromomeren gemeint. Vergleichbar mit den Genen im genetischen Experiment, dienten die Inversionen als Markierungsfaktoren. Immer war eines der Individuen, deren Nachkommen zytologisch untersucht worden sind, heterozygot für die beiden gekoppelten Inversionen in Chromosom 2. Darüber hinaus war das gleiche Individuum in 24 der 28 durchgeführten Rückkreuzungen für die im Chromosom 3 gelegene Inversion 3 b heterozygot. Die invertierten Sequenzen waren hierbei teils von mütterlicher, teils von väterlicher Seite in die Heterozygoten eingebracht worden, was für eine andere Frage, auf die hier nicht weiter eingegangen werden kann, von Bedeutung ist.

Von 28 einzeln angesetzten Pärchen wurden insgesamt 3452 Nachkommen untersucht. Bei den Nachkommen der männlichen Heterozygoten — es waren 1410 aus 12 Rückkreuzungen — wurden nur solche Chromomerensequenzen gefunden, wie sie in das Experiment eingeführt worden waren: 716 Individuen zeigten im Chromosom 2 beide Inversionen, 694 wiesen keine von ihnen auf. Dagegen wurden unter den insgesamt 2042 untersuchten Nachkommen von 15 weiblichen Heterozygoten 45 Rekombinationen gefunden. Diese Tiere besaßen nur die Inversion 2 a oder nur die Inversion 2 b. Mit wenigen Ausnahmen lag die Austauschrate bei den Einzelkreuzungen zwischen 1 und 6%. Als Mittel ergab sich 2,15%.

Damit ist der zytologische Beweis für ein autosomales crossing over bei *Phryne cincta* erbracht. Ferner ist gezeigt worden, daß der Austausch, wie bei *Phryne fene-*

stralis (Bauer, 1946) und bei *Drosophila* auf das weibliche Geschlecht beschränkt ist. Schließlich kann gefolgert werden, daß bei *Phryne* die Gegenwart eines oder mehrerer Y-Chromosomen im ♀ das crossing over nicht ausschaltet und daß es also nicht das Y-Chromosom sein dürfte, das für das Fehlen von Austausch im heterogametischen Geschlecht verantwortlich ist — bekanntlich ist crossing over allgemein auf das homogametische Geschlecht beschränkt (Haldane, 1922). Allerdings ist festzustellen, daß die Austauschrate für den relativ großen getesteten Abschnitt sehr niedrig ist. Das kann mit der von Sturtevant und Beadle (1956) festgestellten allgemeinen Verminderung der Austauschwerte in Nachbarbereichen von Inversionen zusammenhängen. Es kann auch ein Einfluß des stark heterochromatischen Spindelansatzbereichs, der in dem getesteten Abschnitt eingeschlossen ist, vorliegen, was nach Beadle (1932) sowie Schultz und Redfield (1951) zu erwarten ist. Daß die Austauschfrequenz wahrscheinlich durch interchromosomale Wirkungen — entsprechend den Beobachtungen von Schultz und Redfield an *Drosophila* — stark gesteigert wird, darauf deuten die Ergebnisse einiger Vorversuche, bei denen strukturelle Heterozygotie nicht nur im Chromosom 2, sondern auch im X-Chromosom bestand. Bei Gegenwart zweier strukturverschiedener X-Chromosomen steigerte sich die crossing-over-Häufigkeit in dem getesteten Abschnitt des Chromosoms 2 im Mittel auf 13,6% ($n = 162$).

Die Einbeziehung der Inversion 3 b in 22 der angesetzten Kreuzungen gestattete gleichzeitig den Nachweis des Mendelns von Chromosomen mit Hilfe der Speicheldrüsenanalyse. Der Nachweis ist bisher zytologisch nur an Meiosechromosomen durchgeführt worden (Carothers, 1917, 1921, Klingstedt, 1933). Das Ergebnis bestätigt die Resultate der früheren Autoren, nämlich die Mendelregel der freien Kombination. Folgende vier Klassen waren in allen 22 Experimenten zu erwarten: 1. Alle 3 Inversionen sind vorhanden; 2. keine Inversionen sind vorhanden; 3. nur die Inversionen in Chromosom 2 sind anwesend; 4. nur die Inversion in Chromosom 3 ist anwesend. In den absoluten Zahlen ausgedrückt und zusammengefaßt, betrug das Verhältnis der 4 Klassen in den Fällen väterlicher Heterozygotie 299/273/256/267. Wo mütterliche Heterozygotie vorlag, wurde das Zahlenverhältnis 474/346/388/333 festgestellt. Die starken Abweichungen vom 1/1/1/1-Verhältnis sind auf Faktoren zurückzuführen, auf die hier nicht näher eingegangen werden kann. Es sei nur auf die zahlreichen bekannten Befunde eines Heterosiseffektes bei Inversionsheterozygoten hingewiesen. — Eine ausführliche Darstellung der Ergebnisse erfolgt an anderer Stelle.

LITERATURVERZEICHNIS

- BAUER, H.: Gekoppelte Vererbung bei *Phryne fenestralis* und die Beziehung zwischen Faktorenaustausch und Chiasmabildung. Biol. Zentralbl. 65, 108—115 (1946). — BEADLE, G. W.: A possible influence of the spindle fibre on crossing over in *Drosophila*. Proc. Nat. Acad. Sci. 18, 160—165 (1932). — CAROTHERS, E. F.: The segregation and recombination of homologous chromosomes as found in two genera of Acrididae (Orthoptera). Jour. Morph. 28, 445—520 (1917). — Genetical behaviour of heteromorphic homologous chromosomes of *Circotettix* (Orthoptera). Jour. Morph. 35, 457—483 (1921). — HALDANE, J. B. S.: Sex ratio and unisexual sterility in hybrid animals. Jour. Genetics 12, 101—109 (1922). — KLINGSTEDT, H.: Chromosomenstudien an Neuropteren. (I). Mem. Soc. pro Fauna et Flora Fennica 10, 3—11 (1933). — SCHULTZ, J., u. H. REDFIELD: Interchromosomal effects on crossing over in *Drosophila*. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 16, 175—195 (1951). — STURTEVANT, A. H., u. G. W. BEADLE: The relations of inversions in the X-chromosome of *Drosophila melanogaster* to crossing over and disjunction. Genetics 21, 554—604 (1936). — WOLF, B. E.: Nachweis eines lokalisierten Chromatidenstück-austausches im X-Chromosom von *Phryne cincta* mit Hilfe der Speicheldrüsenanalyse. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Hamburg, 1956, 284—297. — Temperaturabhängige Allozyklie des polytären X-Chromosoms in den Kernen der Somazellen von *Phryne cincta*. Chromosoma 8, 396—435 (1957). — Control of crossing over frequency in the X-chromosome of *Phryne cincta* by allocycly. (Diptera: Nematocera). X. Int. Congr. Genetics, Montreal, Canada, 1958.

EIN NEUER GESCHLECHTSBESTIMMUNGSMODUS UND SEINE POPULATIONSGENETISCHE BEDEUTUNG

F. MAINX, Wien

Ch. Tokunaga fand vor einiger Zeit (1952), daß bei der Phoride *Megaselia scalaris* Loew ($\equiv$ *Aphiochaeta xanthina* Speiser) das Geschlecht in kultivierten Stämmen entweder durch das I-Chromosom oder durch das III-Chromosom bestimmt sein kann und daß (1958) beide Sorten von Männchen auch in der Natur vorkommen. Wir haben diese Erscheinung mit Hilfe geeigneter Genmarken einer eingehenden genetischen Analyse unterworfen und wollen diesen noch bei keinem Organismus bisher festgestellten Geschlechtsbestimmungsmodus die alternative Geschlechtsbestimmung nennen. Das Geschlecht des Männchens ist durch einen dominant wirkenden Geschlechtsrealisator bestimmt, der am Chromosom terminal zu liegen scheint, wie seine Koppelungsbeziehungen zu anderen Genen zeigen. Dieser Geschlechtsrealisator kann durch einen Translokationsvorgang seine Lage zwischen den drei nicht homologen Chromosomen des Chromosomensatzes wechseln. Je nach dem Sitz des Geschlechtsrealisators zeigt dann die betreffende Koppelungsgruppe den partiell geschlechtsgebundenen Erbgang. Wir haben in ausgedehnten Versuchen diesen Translokationsvorgang vom III-Chromosom mit etwa 0,3% Häufigkeit beobachtet, und zwar ebenso häufig an das I- wie an das II-Chromosom. Die Translokation vom I- auf das II- bzw. das III-Chromosom wurde auch schon in einzelnen Fällen festgestellt. Leider ließ sich für diese genanalytisch erhobenen Befunde bisher zytologisch kein Korrelat nachweisen, da die polytaenen Riesenchromosomen bei Phoriden für eine Analyse völlig ungeeignet sind.

Eine Voraussetzung für diesen neu entdeckten Modus der Geschlechtsbestimmung ist die volle genische Gleichwertigkeit zwischen den homologen Chromosomen aller Chromosomenpaare. Er ist also mit der klassischen geschlechtsgebundenen Vererbung, die auf der teilweise oder völlig inerten Beschaffenheit des Y-Chromosoms beruht, nicht vereinbar. Es gibt bei *Megaselia* kein Y-Chromosom in diesem Sinn. Der Modus der alternativen Geschlechtsbestimmung scheint nach den zytologischen Befunden von Beermann (1953, 1955) auch bei Chironomiden vorzuliegen. Hier kann man trotz bester Ausbildung der Riesenchromosomen zytologisch kein Y-Chromosom nachweisen. Beermann fand nun bei zwei Chironomusarten für das männchenbestimmende Chromosom bezeichnende Inversionstypen, und zwar sowohl im I- wie im II-Chromosom. Auch hier scheint es also Männchen zugeben, die entweder nach dem I- oder nach dem II-Chromosom geschlechtsbestimmt sind, und Beermann nahm schon theoretisch einen Geschlechtsrealisator an, der durch Translokation seinen Sitz wechseln kann. Man könnte annehmen, daß der Modus der alternativen Geschlechtsbestimmung einen primitiven Typus darstellt, aus dem sich phylogenetisch der Modus einer Geschlechtsbestimmung durch ein teilweise inertes Y-Chromosom entwickelt hat.

Da die alternative Geschlechtsbestimmung in der Population einen unisexuellen chromosomalen Polymorphismus bedingt, liegt es nahe, für die Aufrechterhaltung dieses Polymorphismus an Selektionsvorgänge zu denken. Da bei *Megaselia* im männlichen Geschlecht die Austauschwerte zwischen den Genen in allen Koppelungsgruppen sehr stark herabgesetzt sind (Springer 1958), könnten die jeweils den Geschlechtsrealisator tragenden Chromosomen sozusagen als Muster dienen, um durch genische Koadaptation Allelfolgen mit Heterosiseffekten entstehen zu lassen. Für diese Annahme sprechen die ersten Ergebnisse von im Gang befindlichen Populationskastenversuchen, in denen sich ein Gleichgewicht zwischen den aus verschiedenen Chromosomen geschlechtsbestimmten Männchen eingestellt hat.

L I T E R A T U R

BEERMANN W.: Chromosomenpolymorphismus und Bastardierung zweier *Chiromomus*-Arten. Zool. Anz. Suppl. 17, 290—295 (1953). — BEERMANN W.: Cytologische Analyse eines *Camptochironomus*-Artbastards. I. Kreuzungsergebnisse und Evolution des Karyotypus. Chromosoma (Berl.) 7, 198—259 (1955). — SPRINGER R.: Die Koppelungsverhältnisse bei den beiden Geschlechtern von *Megaselia scalaris* Loew (= *Aphiochaeta xanthina* Speis.) (Phoridae). Z. Vererb.-Lehre 89, 373—376 (1958). — TOKUNAGA Ch.: Genetic studies on *Aphiochaeta* sp. IV. Jap. J. Genet., Suppl. 27, 38—47, 100—106 (1952). — TOKUNAGA Ch.: The Y-chromosome in sex determination of *Aphiochaeta xanthina* Speiser. Proc. X. Intern. Congr. Genetics 2, 295—296 (1958).

THE GENETIC BASIS FOR VARIATION IN *Aedes aegypti* (Diptera, Culicidae)

G. B. CRAIG, R. C. van de HEY and W. A. HICKEY

Department of Biology, University of Notre Dame, Notre Dame, Indiana, USA

Aedes aegypti is a surprisingly variable species. Observations on over 30 strains of diverse geographical origins have revealed genetic variation with respect to sex ratio, behavior, resistance to insecticides, and at least 35 morphological characteristics. Many of the latter are due to simple Mendelizing factors. Balanced polymorphism is common in laboratory colonies and probably in field populations as well. Inbreeding experiments were set up to determine the degree of heterozygosity in the gene pool of this species. On the average, every mosquito carried one viable morphological mutation. The genetic plasticity of this species may help to explain the ready development of domesticity and the wide range of habitats occupied. In the future, control problems may arise through adaptation of the species to new habitats or through repeated development of defense mechanisms against control measures.

Die ausführliche Arbeit wird an anderer Stelle publiziert.

GENETICS OF TYPE 2 INSECTICIDE RESISTANCE IN *LUCILIA CUPRINA* WIED.

G. J. SHANAHAN

N. S. W. Department of Agriculture, Australia

The inheritance of resistance to dieldrin in *Lucilia cuprina*, the Australian sheep blowfly, conforms to simple Mendelism with partial dominance^{1, 4} as applies with *Anopheles gambiae*². Since the resistance spectrum of *Lucilia cuprina* is similar to the BHC/dieldrin spectra of other insects³, it was to be expected that investigation into the inheritance of resistance to aldrin and BHC reported here would result in an oligogene interpretation also.

This conclusion is drawn from the results given in this paper although in the instance of gamma BHC, as yet, it does not seem possible to fix a low discriminating dose for

this insecticide to distinguish between susceptibles and hybrids. Since BHC has a vapour as well as a contact toxicity, the inability to set a low discriminating dose (present level 0.4 microgram of gamma BHC per fly) may well be an artefact of the testing conditions which include the holding of treated flies in closed containers.

The genetical results, with gamma BHC on the sheep blowfly, establish F_1 of intermediate resistance, with an overlap into the susceptible class. Segregation in the F_2 , in accord with 3:1 ratios, and close 50:50 ratios, with back crosses of F_1 females to resistant males, are demonstrable with a high discriminating dose (1.0 micrograms gamma BHC/female). It might be mentioned that difficulty has also been encountered in *Anopheles gambiae* with the BHC genetics in distinguishing between susceptible and hybrid mosquitoes².

Insecticidal liquids were topically applied to the dorsal thorax of flies in the above enquiry into the inheritance of gamma BHC resistance, as well as in the investigations with aldrin, the results of which are given in tables 1 and 2, by a method already described¹. Resistant insects used in the several crosses between resistant and susceptible flies and for the back crosses were survivors of the high discriminating dosages of dieldrin, previously published.

The project on the inheritance of dieldrin resistance in *Lucilia* has been extended to repeated back crosses of diagnosed hybrid females to susceptible males. An approximate 50:50 ratio has prevailed when the low discriminating dosage of 0.1 microgram of dieldrin has been applied to the female progeny of five such back crosses. The high discriminating dose was lethal to the females from each back cross. This series was commenced with the mating of proven resistant females with susceptible males.

Table 1

24 hour mortalities per cent. of F_1 and F_2 progeny of reciprocal crosses between resistant and susceptible *Lucilia cuprina* at discriminating dosage levels.

	Sex	Low ¹ d.d.	No tested	High ² d.d.	No tested
Resistant females × susceptible males					
F_1	Female	1	100	100	100
	Male	6	100	100	100
F_2	Female	24	200	73	200
	Male	28	100	76	100
Susceptible females × resistant males					
F_1	Female	0	100	100	100
	Male	2	100	100	100
F_2	Female	19	200	75	25
	Male	21	100	80	20

¹ Low discriminating doses. Females: 0.15 microgram aldrin per fly. Males: 0.08 microgram aldrin per fly.

² High discriminating doses. Females: 4 micrograms aldrin per fly. Males: 1.4 micrograms aldrin per fly.

Table 2

24 hour mortalities per cent of back cross progeny *Lucilia cuprina* at discriminating dosage levels.

Back cross	Sex	Low d.d.	No. tested	High* d.d.	No. tested
Resistant females $\times$ susceptible males					
F ₁ females $\times$ resistant males	F	2	100	50	100
	M	0	100	49	100
F ₁ males $\times$ resistant females	F	0	100	51	100
	M	8	100	46	50
F ₁ females $\times$ susceptible males	F	56	100	100	100
	M	50	100	100	100
F ₁ males $\times$ susceptible females	F	58	100	100	100
	M	42	100	100	100
Susceptible females $\times$ resistant males					
F ₁ females $\times$ susceptible males	F	48	100	100	100
	M	45	100	100	100
F ₁ males $\times$ susceptible females	F	52	100	100	100
	M	48	100	99	100
F ₁ females $\times$ resistant males	F	0	100	48	100
	M	1	100	49	100
F ₁ males $\times$ resistant females	F	0	100	51	100
	M	0	100	49	100

* See note to Table 1.

Diagnosed hybrids of the fifth back cross were either interbred or the female hybrids back crossed to resistant males. The interbred hybrids of the fifth back cross gave segregation as occurs with F₂ flies from susceptible and resistant flies, whilst an approximate 50:50 ratio resulted when the high discriminating dose was applied to the female progeny of the back cross of the hybrid females to resistant males.

Finally, resistants were recovered in a single generation by drawing off resistant parents from the interbred hybrids or the back cross to the resistant strain.

REFERENCES

1. SHANAHAN, G. J. (1959). Nature 183, 1540. — 2. DAVIDSON, D. (1958). Bull. Wld. Hlth. Org. 18, 579. — 3. BUSVINE, J. R. & SHANAHAN, G. J. (1960). In press. — 4. SHANAHAN, G. J. (1960). Nature, 186, 181.

THE INTERRELATIONS OF PROSIMULIUM HIRTIPIES (Fries) AND ALLIED EUROPEAN AND NORTH AMERICAN SPECIES (Diptera: Simuliidae) — A SALIVARY GLAND CHROMOSOME STUDY

K. H. ROTHFELS and P. K. BASRUR

Manuskript nicht eingegangen.

ABSTRACT

The specific epithet *hirtipes*, given by Fries to a black fly from N. Sweden, was until very recently applied to other taxa not only in central Europe but also in N. America. Comparative studies of the salivary gland chromosomes have shown that *Prosimulium hirtipes* is restricted to N. Europe and is replaced in central Europe by the related *P. inflatum* Davies, *P. rufipes* (Meigen), *P. vigintiquaterni* Enderlein, and others. All these on the basis of shared chromosome characteristics ("transformed centromere I") form a closely knit group, of which the sole known representative in N. America is *P. fontanum* Syme and Davies.

Apart from *P. fontanum* the "*hirtipes* complex" in N. America comprises two main groups. One, with a least five species including *P. frohnei* Sommerman, *P. fulvum* (Coq.), and *P. travisi* Stone, is western and is characterized cytologically by a particular basic third chromosome pattern (III L-2). The second group, including the widely distributed *P. mixtum* S. and D., the sporadically recorded *P. rhizophorum* Stone and Jamnback, and *P. saltus* S. and J., is eastern and has a basically different sequence in the third chromosome (III L-1). Finally, *P. fuscum* S. and D. is in some respects intermediate between the two main N. American branches.

Analysis by the method of overlapping inversions indicates that there is only one possible pattern into which these species can be arranged. This pattern becomes a fixed tree of descent if the chromosome constitution of the common ancestor can be established.

ANALYSIS OF CROSS — INCOMPATIBILITY IN MORMONIELLA

G. B. SAUL

Dep. of Zoology, Dartmouth College, Hanover, New Hampshire, USA

Manuskript nicht eingegangen.

ABSTRACT

In stocks of two R-locus mutants of *Mormoniella*, it has been found that crosses of homozygous mutant females with wild type males yield few or no F_1 females. Crosses of homozygous wild type females with males from these mutant stocks yield normal numbers of F_1 females. Since in *Mormoniella* females develop from fertilized eggs and males from unfertilized eggs, it is concluded that the low numbers of F_1 females result from failure of wild type sperm to fertilize the mutant type eggs. In one stock, $R_{pe333.5}$, the incompatibility is incomplete, crosses of the few F_1 females (10% instead of the normal 85%) from $R_{pe333.5}/R_{pe333.5} \times R^+$ indicate that the factor is transmitted through the egg but not through the sperm. In the other stock, R_{ti277} , the incompatibility is complete, $R_{ti277}/R_{ti277} \times R^+$ giving no F_1 females. Reciprocal crosses between the mutant stocks gave few F_1 females, indicating that the factors (possibly cytoplasmic) causing the cross-incompatibilities are different in the two stocks. The mutant markers can be rederived following crosses with wild type females, such mutants show the same incompatibility as does wild type when crossed with the original mutant stocks. Tests have revealed no simple gene control over the incompatibility factors. The absence of numerous dead embryos or larvae in cultures containing reduced numbers of females suggests that the incompatibility results from failure of sperm to penetrate the eggs or from failure of pronuclei to fuse, rather than from lethality following successful fertilization.

GENETICS OF QUANTITATIVE TRAITS IN *DROSOPHILA* AND MICROSYSTEMATICS

ANTONIO PREVOSTI

Centro de Genética Animal y Humana, Universidad, Barcelona, Spain

Among the traits that serve to characterize the individuals belonging to an inferior systematic categorie (species o lower) there are some ones clearly adaptive, whose origin is easily explained by natural selection. Other traits, however, at the light of the data now available do not seem to be adaptive. So the question arises about the evolutive origin of this second class of traits. In this second class of traits I believe that should be included some sexual traits of the genitalia, or traits related with the sexual behavior of the individual, which because of its significance in the mating behavior may have importance as isolating mechanisms, but whose intraespecific variability do not seems to have an adaptive signification.

A possible way in which this variability might be originated is suggested by the consideration of data (in which I am working since 1954) about geographical variability of quantitative traits in wild populations of *Drosophila subobscura*, and laboratory experiments carried out in order to get information about the structure of the genotype controlling these traits.

In the "*obscura*" group of species of *Drosophila* have great practical taxonomical importance some sexual traits of the males, the tarsal and the clasper combs. The variability of these traits seems to represent no important adaptive role. Just because of this fact, these traits have been chosen in the work with *Drosophila subobscura*. Also, with the purpose to study a trait with apparent adaptive significance, wing size (a good expression of body size in *Drosophila subobscura*) has been also analyzed.

All the data obtained about wing length confirm the opinion that size is an adaptive trait in *Drosophila subobscura*. A cline relating clearly wing length with temperature has been found in Catalonia (Prevosti, 1954) and also in the British Isles (Prevosti, 1955). The genotype controlling size is differentiated between populations inhabiting different geographical areas. When developed in uniform standard laboratory conditions, the mean size of the flies is greater the colder is the climate of the locality of origin of the population from which the sample comes. Also, data not yet published show that this differentiation in the genotype controlling size is also found between populations as little distant as 3 kilometers. In fact, in a mountain gradient only 10 km. long, 4 populations coming from areas at 400 m., 800 m., 1200 m. and 1600 m. above the sea level, show statistically significant differentiation in wing length. The flies coming from colder and higher places have longer wings.

In the tarsal and clasper combs, however, the results are as follows. In the British Isles and in Catalonia the differences in the number of teeth of these combs, among the populations coming from different geographical areas, are statistically significant. Perhaps there is a gradient E-W of decrease of the number of teeth of the tarsal combs and of increase of the number of teeth of the clasper. In the altitude gradient there is no difference in the tarsal combs, but a population, that coming from 1600 m. of altitude is statistically differentiated in the number of teeth of the clasper combs. All these differences do not seem to be related to any environmental factor, and should be explained by another way than adaptive selection.

There is another feature of the variability in the number of teeth of the sexual combs of interest for our argument. It has been pointed in several papers that the genetical variability among populations in the number of teeth of the clasper combs show an opposite trend than the variability among populations in the number of teeth of the tarsal combs. In the populations with high number of teeth in the clasper the number is low in the tarsus and viceversa. The same is almost generally true when we compare

the differences in these traits among European species of the *obscura* group. This point is of significance for the argument that intraespecific variability is one step leading, potentially, to interspecific variability, since we found a common feature in the variability within a species and the variability among the related species.

If geographical variability does not seem to give an adaptive sense to the variation in the sexual combs, the laboratory selection experiments point to a factor acting in the differentiation of these traits. When selection is made for wing length, important changes are produced, as correlated responses, in the number of teeth of the sexual combs. These responses show no regular relation with the sense and the magnitude of the change accomplished in the selected trait. This indicates that a chance factor is acting: the sense and the magnitude of these correlated responses depend on the linkage relations (perhaps also pleiotropic relations) existing in the chromosomes of the individuals that have served to start the selection lines. Evidently, a variability between chromosomes exists in these linkage relations and the correlated responses depends on what chromosomes exist, by chance, in the starting population. This chance factor may also act on wild populations, specially when the number of individuals of the population is small. When natural selection acts on size, as a correlated response changes can be produced in the number of teeth of the sexual combs, giving rise to a differentiation in these traits.

If the differentiation in sexual combs occurs haphazardously, it could be thought that these traits have little biological significance. However, the differences between populations, and still more the specific differences in these traits, when already produced may have a biological significance, in spite of having been originated haphazardously. In fact, the number of teeth of the clasper and the tarsal combs of the males, may have ethological significance. They obviously intervene in the specifically fixed characteristics of the mating behavior of each species. Differences in these traits, when already appeared, might contribute to change the copulatory behavior and, then, as an isolating mechanism, to the progress of differentiation among populations.

Now, we have all the elements necessary for deducing a possible way followed by the differentiation in the sexual combs among the species of the *obscura* group. So, it can be suggested the following interplaying of factors, as a possible way of accomplishment of specific differentiation in cases as the studied here. First, a differentiation in an adaptive trait can be produced (this trait could be size or any other). Second, with the change in the adaptive trait haphazardous correlated responses, due to linkage or perhaps in some instances to pleiotropy, can be produced in traits of importance for the fixation of an specific sexual behavior. Third, these correlated responses may start the development of a mechanism of isolation, probably ethological, leading to a reduction in gene exchange and to an ulterior morphological differentiation in the genitalia themselves and in other parts of the body. The most prominent feature of this mechanism to be emphasized is the rôle of linkage (perhaps pleiotropy), that explains, according to the data obtained in the selection experiments, how adaptive variations lacking of significance for speciation because of not having importance as isolating mechanism, can start a process of speciation, by changing non adaptive traits that have significance as isolating mechanisms.

LITERATURE

- PREVOSTI, A. (1954). Variación geográfica de varios caracteres cuantitativos en poblaciones catalanas de *Drosophila subobscura*. *Genética ibérica*, 6: 33—68. — PREVOSTI, A. (1955). Variación geográfica de caracteres cuantitativos en poblaciones británicas de *Drosophila subobscura*. *Genética ibérica*, 8: 73—116.

SEKTION IV

GEOGRAPHISCHE VERBREITUNG UND FAUNISTIK

VERBINDUNGEN UND BARRIEREN IN DER ZIRKUMPOLAREN VERBREITUNG DER INSEKTEN

CARL H. LINDROTH

Als zirkumpolar wird eine Tier- oder Pflanzenart bezeichnet, die annähernd zusammenhängend durch die beiden Nordkontinente, Eurasien und Nordamerika, verbreitet ist. (Südlich zirkumpolare Organismen gibt es nur im Meer.)

Es ist nun leicht zu beobachten, daß die Arten des Hohen Nordens, d. h. arktisch-subarktische Elemente, mehr als andere zu einer zirkumpolaren Verbreitung geneigt sind. Z. B. sind von den 17 in den beiden oberen Zonen der skandinavischen *regio alpina* (*regio arctica*) angebotenen Carabiden 11 Arten (d. h. 65%) zirkumpolar, von den 75 bzw. 97 Arten der unteren *regio alpina* und der *regio betulina* (*regio subarctica*) nur 41—42%.

Daß die Anzahl zirkumpolarer Arten sowohl absolut wie vor allem prozentuell gegen Süden abnimmt, könnte als eine Selbstverständlichkeit aufgefaßt werden, ist es aber keineswegs, und jedenfalls wird dadurch nicht erklärt, warum gewisse arktisch-subarktische Tiere zirkumpolar geworden sind, andere nicht. Dabei kann das spezifisch verschiedene Ausbreitungsvermögen mit eingewirkt haben, und tatsächlich verhält es sich so, daß z. B. die zirkumpolaren Carabiden viel mehr konstant flugfähige Arten enthalten als trans-paläarktische, west-paläarktische und andere Gruppen mit beschränkterer Verbreitung.

Jedoch, auch in dieser Hinsicht bemerken wir eine ausgeprägte nord-südliche Zonierung. In den beiden oberen arktischen Zonen sind nur 5 der daselbst vorkommenden 13 zirkumpolaren Carabiden (d. h. 38%) konstant flugfähig; in der unteren arktischen sowie in der subarktischen Zone sind die entsprechenden Prozentzahlen 59 bzw. 64 (Lindroth 1957, p. 296).

Die wesentlichen Ursachen davon, daß arktisch-subarktische Tiere trotz ihres oft herabgesetzten Ausbreitungsvermögens, so oft ein zirkumpolares Areal erobert haben, sind in erster Linie: der kurze Abstand rings um die Erde in hoher geographischer Breite, der kurze Abstand zwischen den Hauptkontinenten etwa auf der Breite des Polarkreises und —mehr oder weniger hypothetisch— das Vorkommen ehemaliger Landverbindungen.

Wir wollen nun untersuchen, welche Barrieren in der Gegenwart einer zirkumpolaren Verbreitung entgegenwirken, und behandeln zunächst den nördlichen Atlantischen Ozean.

Die Fauna von Nordamerika und die des europäischen Festlandes sind in hohem Ausmaße verschieden: die Mehrzahl der Arten ist — obschon oft nahe verwandt — nicht identisch. Im Gegensatz hierzu stehen nicht nur die zirkumpolaren, sondern auch eine beträchtliche Anzahl sogenannter *amphiatlantischer* Arten, die nur auf der „atlantischen Seite“ der Erde vorkommen. Einige derselben, z. B. die Gartenschnecke (*Helix* od. *Cepaea hortensis* L.), sind von Biogeographen als Beweise einer späten, vollständigen transatlantischen Landverbindung herangezogen worden. Eine nähere Untersuchung macht es aber klar, daß die ganz überwiegende Mehrzahl der amphiatlantischen Tier- und Pflanzen-Arten (darunter auch, allem Anschein nach, die erwähnte Schnecke)

ihre charakteristische Verbreitung durch den Einfluß des Menschen gewonnen haben, und zwar vornehmlich durch Ballasttransport mit Segelschiffen in der Richtung von Europa nach Nordamerika (Lindroth 1957, p. 135 u. f.).

Die Anzahl „natürlich“ amphiatlantischer Tier-Arten ist tatsächlich erstaunlich gering und hauptsächlich durch Formen vertreten, die ein ausgeprägt starkes Ausbreitungsvermögen besitzen, wie Vögel, Spinnen (*Araneae*) und die Noctuiden unter den Lepidopteren.

Durch eine Analyse der Faunen der nordatlantischen Inseln werden die Ursachen dieser Verhältnisse am besten klargelegt. Sowohl die Färöer wie Island besitzen eine fast rein europäische Fauna, was durch die geographische Lage dieser Inseln nicht hinreichend erklärlich ist. Die wahre Schlüsselstellung nimmt indessen Grönland ein. Diese große Insel liegt dem nordamerikanischen Kontinent fast doppelt so nahe als dem europäischen, beherbergt aber eine echte Mischfauna, die aus etwa einer Hälfte zirkumpolarer und je einem Viertel nearktischer bzw. paläarktischer Arten besteht (von offenbar eingeschleppten Arten wird abgesehen). Allerdings bestehen in dieser Beziehung zwischen den verschiedenen Tiergruppen große Unterschiede, und zwar in der Weise, daß leichtverbreitete Organismen, wie Vögel, echte Spinnen und Lepidopteren mehr nearktische Arten enthalten, während bei Gruppen, die viele bodengebundene, flugunfähige Formen besitzen, wie Coleopteren und Collembolen, das Gegenteil zutrifft (Lindroth 1957, p. 256). In etwas abgeschwächtem Grade stimmt dies auch für die grönländische Flora (Lindroth 1960).

Die Coleopteren sind zu einer solchen Analyse besonders geeignet, da sie sowohl fliegende als vollkommen bodengebundene Arten einschließen. Ein Vergleich zeigt nun (Fig. 1), daß sich die Coleopterenfaunen von den Färöern, von Island und Grönland prinzipiell ähnlich verhalten: die verwandtschaftlichen Beziehungen gehen vorwiegend gegen Osten, gegen Europa, besonders in bezug auf Arten und Formen, die flugunfähig sind. Die Fauna von Baffins Land ist grundsätzlich verschieden, rein amerikanisch.

Es muß daraus geschlossen werden, daß die verhältnismäßig enge Davis-Straße eine sehr effektive Barriere zwischen der nearktischen und der paläarktischen Fauna dargestellt hat. Dagegen kann der ausgesprochen europäische Fauna-Charakter der übrigen nordatlantischen Inseln kaum anders erklärt werden als durch die Annahme einer verhältnismäßig später (Pleistozänen) Landverbindung mit dem Festland Europas.

Wir wenden uns jetzt zu dem gegenüberliegenden Teil der Erde, wo die beiden Hauptkontinente ebenfalls durch Meer getrennt sind, in der Bering-Sund Region. Zwischen Asien und Nordamerika gibt es da, nach dem gegenwärtigen Aussehen des Kartenbildes, zwei Möglichkeiten eines Fauna-Austausches: erstens über den Bering-Sund selbst, zweitens entlang der Inselkette der Aläuten.

Diese hängt wie eine 1600 km lange Girlande von der Alaska Peninsula fast bis Kamtschatka; die Kommandeur Inseln außerhalb der Küste dieser Halbinsel liegen nur 330 km von Attu, der westlichsten Insel der Aläuten, entfernt. Die aläutische Flora besteht, wie erwartet werden könnte, aus einer Mischung von paläarktischen und nearktischen Elementen (Hultén 1937). Merkwürdigerweise trifft dies dagegen für die Fauna nicht zu, jedenfalls nicht für die schwerverbreiteten Formen der Bodenfauna. Diese ist so gut wie rein nearktisch (Fig. 2). Von paläarktischen (im übrigen Nordamerika unbekannten) Arten sind auf den Aläuten bisher nur eine Carabide (*Bembidion dolorosum* Mtsch.) und eine Heteroptere (*Salda rivularia* J. Sahlb.)

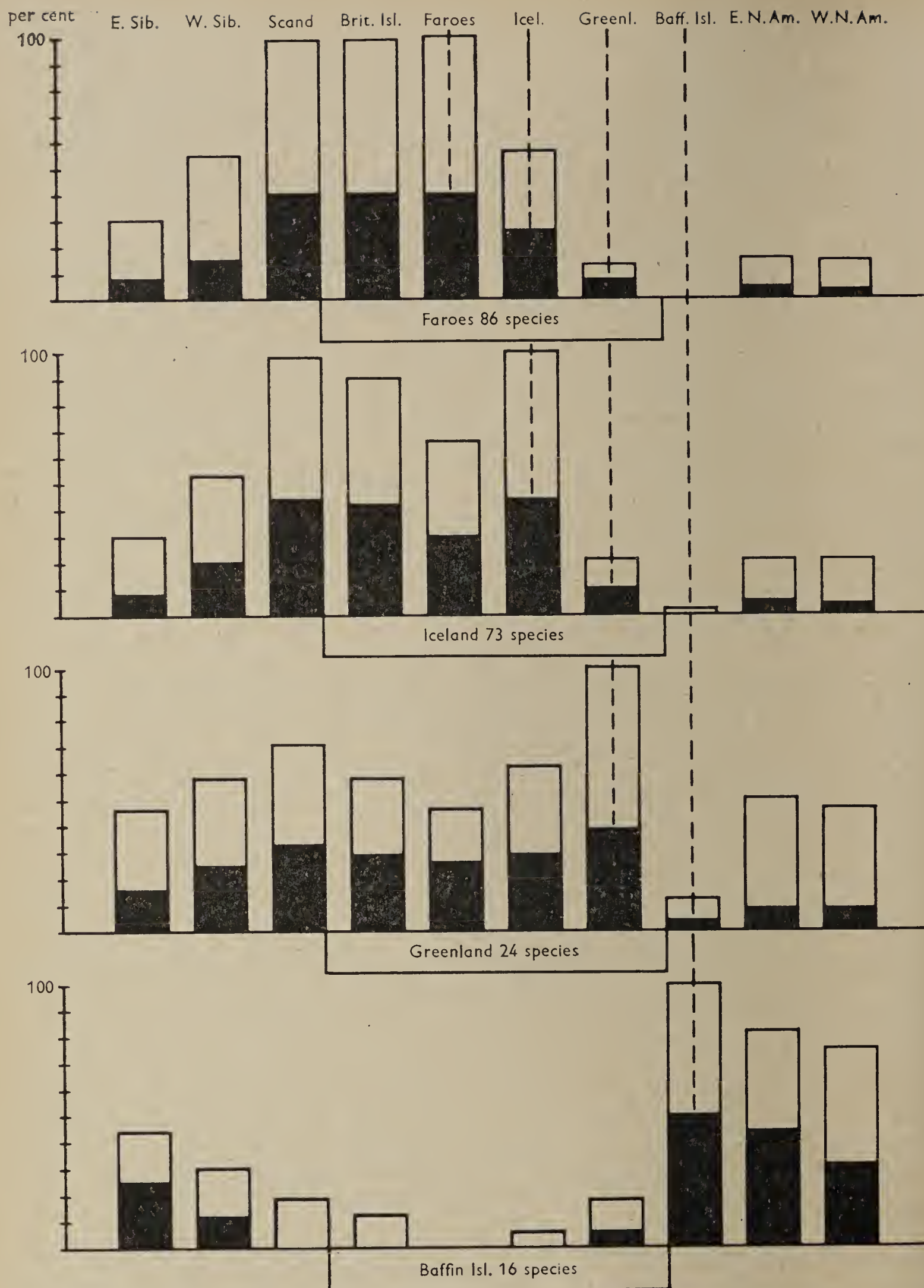


Fig. 1. Die Coleopteren der Färöer, von Island, Grönland und Baffins Land und deren Vorkommen in anderen Teilen der holarktischen Region.

Weiß = flugfähige; schwarz = flugunfähige Arten. (Arten mit Flügeldimorphismus sind als flugunfähig betrachtet in Gebieten, wo sie auch in der brachypteren Form auftreten.) Verschiedene Subspezies sind als Arten behandelt. (Nach Lindroth 1957.)

Species of Coleoptera common to the Faroes, Iceland, Greenland and Baffin Island, and selected regions of the Holarctis.

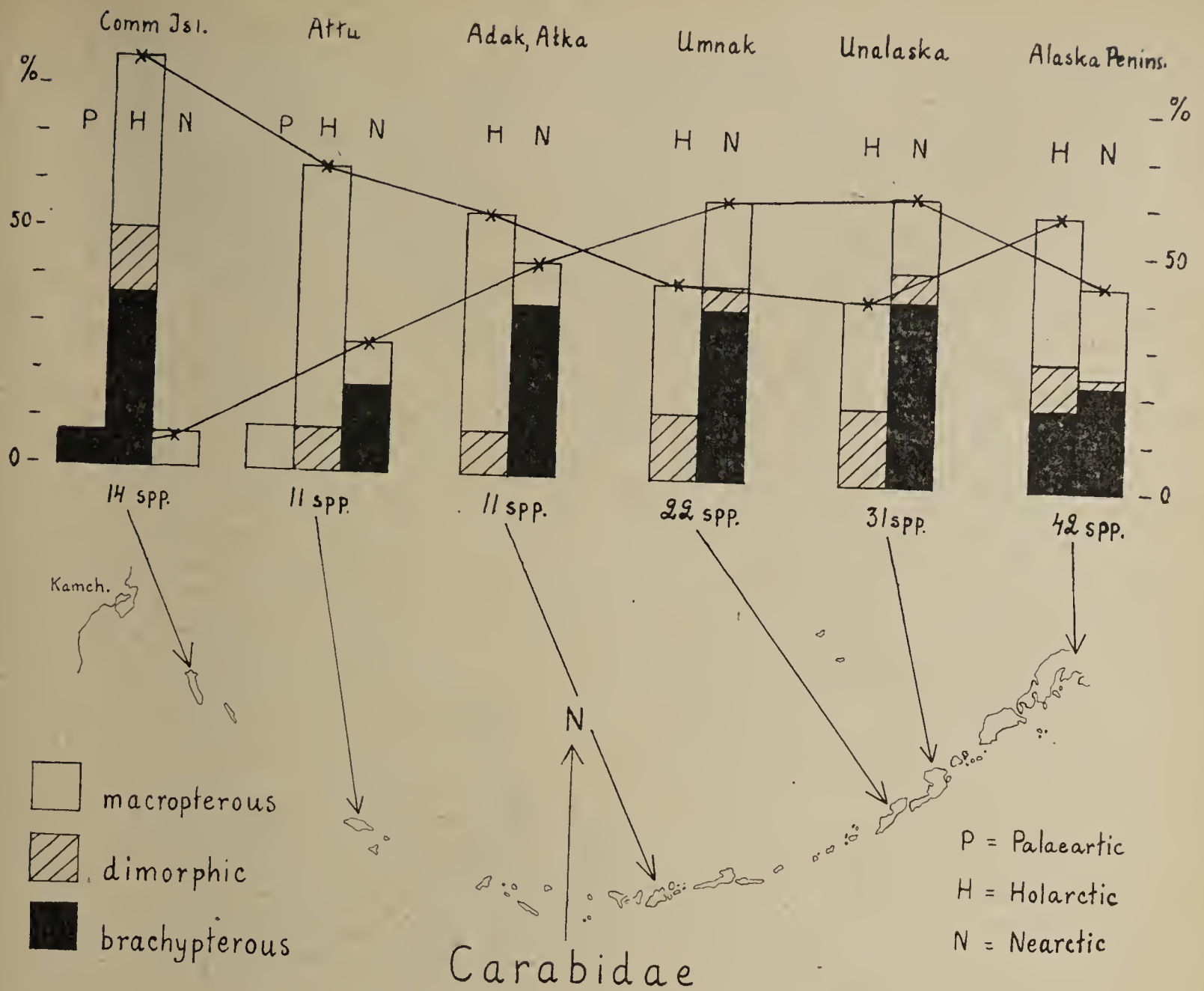


Fig. 2. Die Carabiden der Aläutischen Inseln, sowie der Kommandeur Inseln und der Alaska Peninsula, in geographische Gruppen und nach Flugfähigkeit eingeteilt.

The Carabid beetles of the Aleutians, the Commander Islands and the Alaska Peninsula, distributed according to general distribution and to ability of flight.

bekannt, beide geflügelt und beide, charakteristisch genug, nur auf Attu, der westlichsten Insel, gefunden.

Der Schluß muß sein, daß die Aläuten eine ganz untergeordnete Rolle für den Fauna-Austausch zwischen Sibirien und Alaska gespielt haben. Die Meerestiefe zwischen den Aläuten und den Kommandeur Inseln sowie zwischen diesen und Kamtschatka, ist so groß (mehr als 1000 m), daß offenbar, jedenfalls im Pleistozän, keine direkte Landverbindung existiert hat.

Das wichtigste Ergebnis dieser Sperre war nicht, daß dadurch die sibirische von der nordamerikanischen Fauna getrennt wurde (weil, wie wir gleich sehen werden, zwischen diesen eine andere Verbindung wirksam war), sondern das Ausbleiben eines direkten Austausches von Arten über die Kurilen mit der Fauna des nördlichen Japans.

Aus der Verbreitung einer langen Reihe von Tier- und Pflanzen-Arten ist ganz klar, daß die Bering-Straße keine scharfe Grenze zwischen den biogeographischen Regionen Nearktis und Paläarktis darstellt. Es gibt, auch unter bodengebundenen Tierformen, viele Beispiele von Arten, die, wie *Carabus vietinghoffi* Ad., ein kleines, symmetrisches Areal zu beiden Seiten des

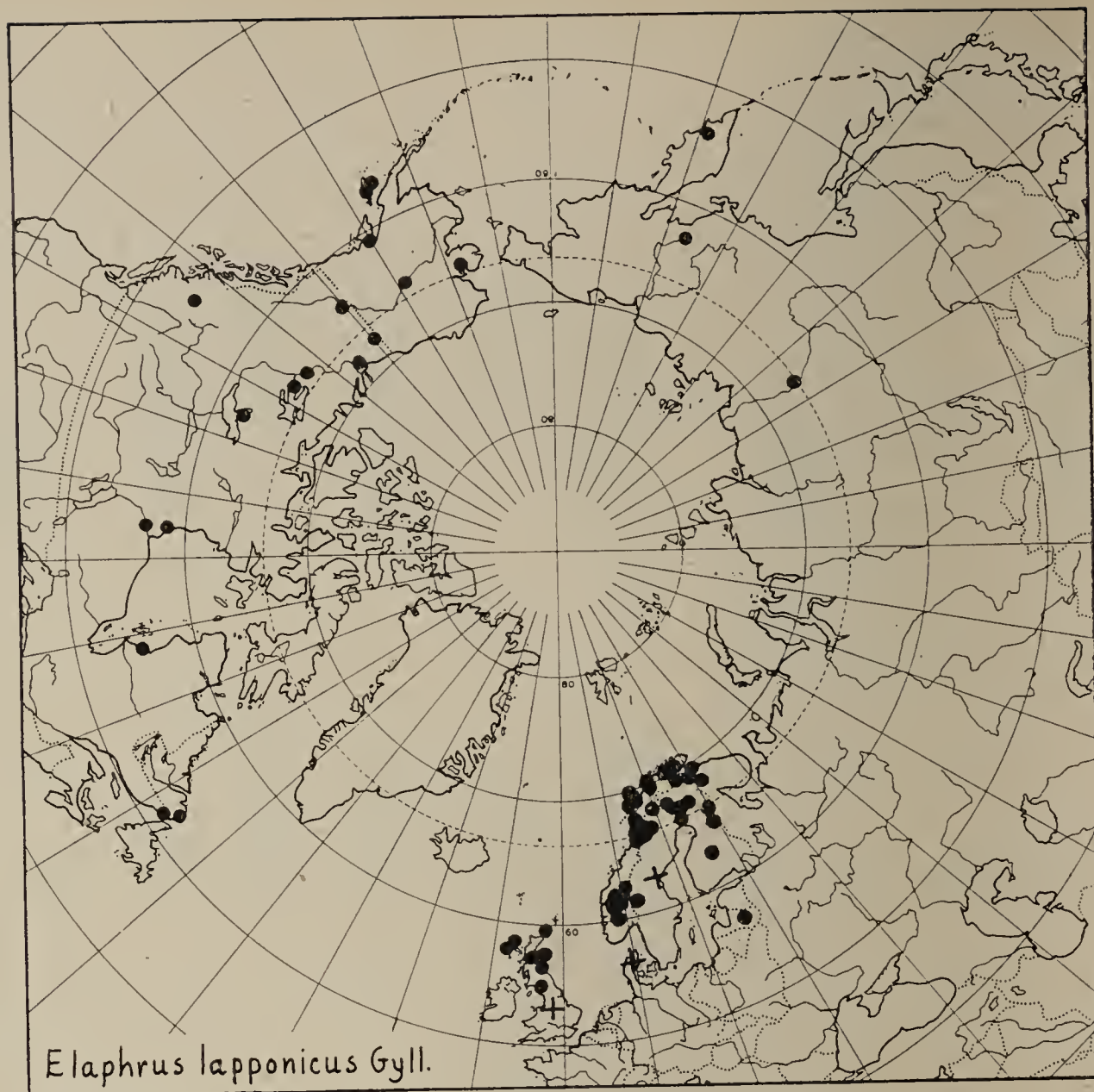


Fig. 3. *Elaphrus lapponicus* Gyll. Eine geflügelte zirkumpolare Carabide mit ausgeprägter Verbreitungslücke in Westsibirien. Die Kreuze sind pleistozäne Fossilfunde.

A winged circumpolar Carabid beetle with pronounced disjunction in W. Siberia.

Sundes besitzen. Häufiger ist das Areal auf der eurasiatischen Seite größer wie bei *Diacheila polita* Fald.; bei *Nebria frigida* R. F. Sahlb. (*viridis* Horn) aber umgekehrt. Sogar bei polymorphen Arten, die taxonomisch als Subspezies-Komplexe behandelt wurden, z. B. dem Falter *Coenonympha tullia* Müll., der kein guter Flieger ist, kommt es vor, daß die zu beiden Seiten der Bering-Straße lebenden Populationen identisch erscheinen und taxonomisch nicht getrennt werden konnten.

Es gehört tatsächlich zu den Ausnahmen, daß eine Tierart eine der beiden Ufern der Bering-Straße erreicht hat, ohne auf die andere überzugreifen, wie es unter exklusiv nordamerikanischen Carabiden bei *Carabus chamissonis* Fisch. der Fall ist.

Wir haben oben Beispiele gegeben von Meeressunden, die, trotzdem sie ziemlich eng sind, ausgeprägte Fauna-Barrieren darstellen. Der nur wenig sperrende Einfluß der Bering-Straße liegt also nicht nur in ihrer Enge (90 km), sondern in ihrer geringen Tiefe (Schwelle < 60 m). Daraus folgte, wahrscheinlich während jeder der pleistozänen Hauptvereisungen, daß eine zusammenhängende Landverbindung, ein „Beringia“ oder „Bering Land“, zwischen Sibirien und Alaska entstand. Wenigstens für die letzte Vereisung (Würm: Wisconsin) wird eine Senkung des Meeresspiegels von etwa 100 m allgemein angenommen (S. z. B. Fairbridge 1960). Dies würde im Bering-See-Gebiet eine feste, sehr breite Verbindung zwischen Ostsibirien und Alaska bedeuten, die im Süden die Pribilof-Inseln einschloß. Daß die Carabidenfauna dieser Inselgruppe mit der des gegenüberliegenden Festlandes von Alaska und nicht mit derjenigen der



Fig. 4. Überflutung von Sibirien westlich von Jenissei bei einer hypothetischen Hebung des Meeresspiegels von 100 m.
 Submerged parts of Siberia W. of River Jenissei at a hypothetical 100 m. raise of the sea level.

näherliegenden inneren Aläuten übereinstimmt, ist ein indirekter Beweis dafür, daß die Pleistozäne Senkung des Meeresspiegels tatsächlich den angenommenen Betrag von mindestens 100 m erreichte. — Es ist auch wichtig, hervorzuheben, daß das Land zu beiden Seiten der Bering-Straße im ganzen Pleistozän unvergletschert geblieben ist.

Schließlich sollten zwei weniger ausgeprägte oder nur temporär bestehende Barrieren des Zirkumpolaregebietes erwähnt werden. In Nordamerika stellt Hudson Bay eine solche dar, besonders für arktisch-subarktische Tiere; denn der südliche Teil (James Bay) liegt im Nadelwaldgebiet. Hierdurch wird die Armut teilweise erklärt, die die Fauna von Labrador kennzeichnet. Im Osten wird diese Halbinsel außerdem von einer noch effektiveren Sperre begrenzt: der Davis-Straße.

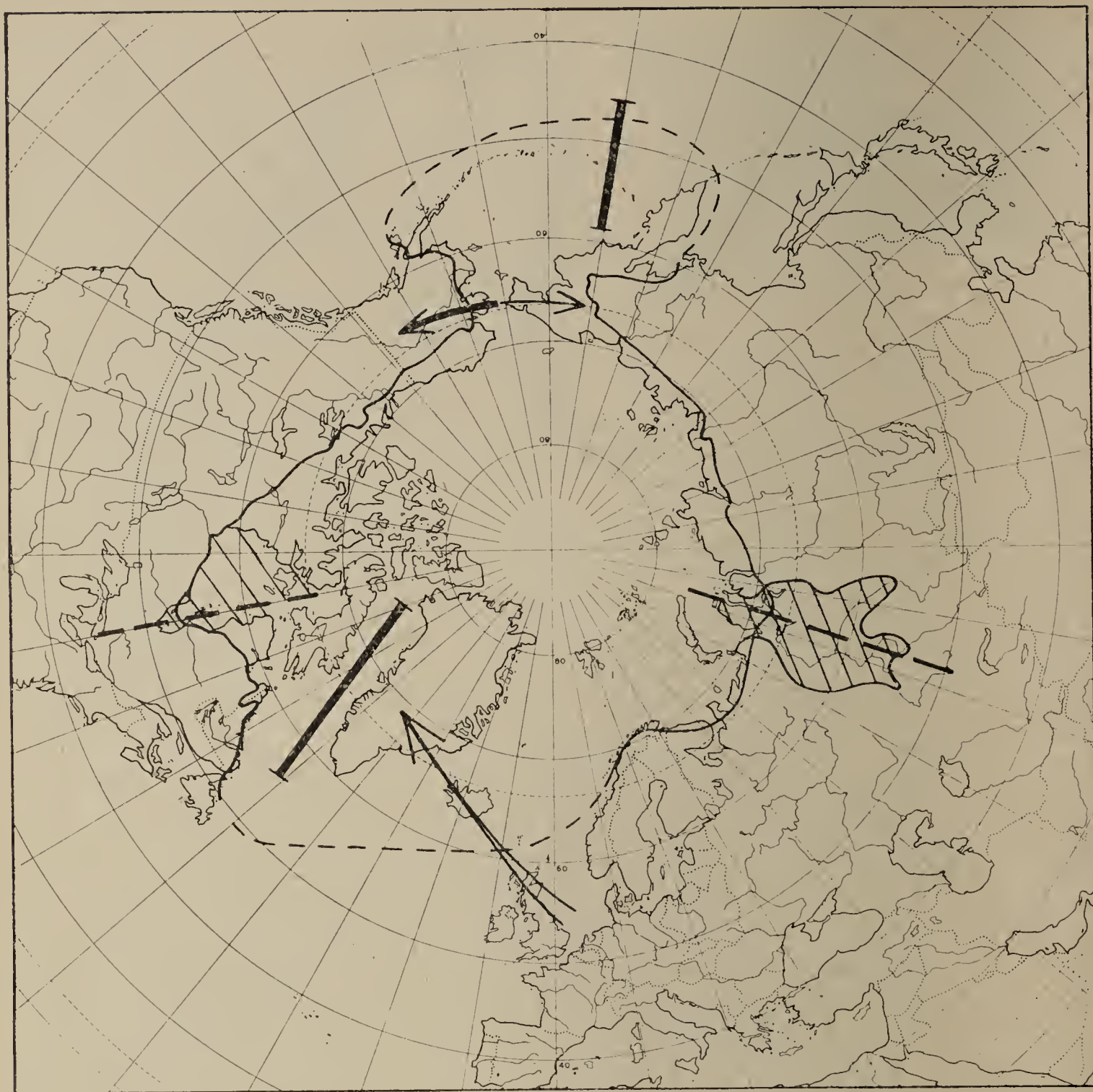


Fig. 5. Die wichtigsten faunistischen Verbindungen und Barrieren im Zirkumpolaregebiet. Pfeile = ehemalige Landverbindungen im Pleistozän. Ganze, breite Linien = die Haupt-Barrieren. Gebrochene Linien = temporäre oder weniger effektive Barrieren. Waldgrenze angegeben.

The main faunal connections and barriers within the circumpolar area.

Arrows = earlier Pleistocene land-connections. Broad, continuous lines = the main barriers. Broken lines = temporary or less effective barriers. Timber limit drawn.

Eine andere Barriere zweiten Ranges hat Westsibirien dargestellt. Eine Verbreitungslücke daselbst, namentlich im Ob-Gebiet, kommt bei mehreren Carabiden vor, wie bei *Elaphrus lapponicus* Gyll. (Fig. 3), aber auch bei Lepidopteren (z. B. *Colias nastes* B., *Anarta melaleuca* Thbg.) und bei vielen Pflanzen. Nun ist das flache Westsibirien (westlich der Jenissej) eine sehr einförmige Landschaft, hauptsächlich mit versumpften Taiga-Wäldern bedeckt, und diese Biotopenarmut kann sicher an und für sich das Fehlen anspruchsvollerer, z. B. an montane Gebiete gebundener Arten erklären. Für arktisch-subarktische Tiere, welche die Tundra oder die lichten Wälder nahe der Baumgrenze bewohnen, ist dagegen eine westsibirische Lücke offenbar historisch bedingt: dieses Gebiet war zweifelsohne im Pleistozän wiederholt überflutet, teils in den Inter-glazialperioden, als der Meeresspiegel durch eustatische Bewegung höher als in der Gegenwart gelegen war, teils durch Eis-Stauseen, wenigstens während der Riss-Ver-

gletscherung. Eine Hebung des Meeres von nur 100 m würde weite Gebiete innerhalb des Ob-Irtisch-Systems unter Wasser setzen (Fig. 4). Eine direkte Ausbreitung vom Eismeer aus über ein überflutetes Westsibirien wurde u. a. von Pirožnikov (1937) und Segerstråle (1957) als Erklärung herangezogen, um das Vorkommen mariner Relikte im Kaspischen Meer und in anderen Seen zu erklären.

Zusammenfassend — und etwas generalisiert — ergibt sich also, daß im Laufe des Pleistozäns Barrieren, in Form von überfluteten Gebieten, vornehmlich in den interglazialen Perioden der terrestrischen (und limnischen) Fauna begegneten, während landfeste Verbindungen hauptsächlich in den glazialen Perioden entstanden. Dies ist zweifellos eine beitragende Ursache dazu gewesen, daß arktisch-subarktische Tiere und Pflanzen besser als andere imstande waren, ein zirkumpolares Wohngebiet zu erobern.

LITERATUR

- FAIRBRIDGE, R. W., 1960. The changing level of the sea. — *Scientific American*. 202: 5, p. 70—79. New York. — HULTÉN, E., 1937. Flora of the Aleutian Islands, p. 1—397. Stockholm. — LINDROTH, C. H., 1957. The faunal connections between Europe and North America, p. 1—344. Stockholm and New York. — LINDROTH, C. H., 1960. Is Davis Strait—between Greenland and Baffin Island—a floristic barrier? — *Bot. Notiser*. 113: 2, p. 129—140. Lund. — PIROŽNIKOV, P. L., 1937. A contribution to the study of the origin of the northern elements in the fauna of the Caspian Sea. — *C. R. Acad. Sci. URSS*. 15: 8, p. 521—524. Moskwa. — SEGERSTRÅLE, S. G., 1957. On the immigration of the glacial relicts of Northern Europe, with remarks on their prehistory. — *Comment. Biol., Soc. Sci. Fenn.* 16: 16, p. 1—117. Helsingfors.

LA BIOGÉOGRAPHIE DE L'Océan Indien Occidental

R. M. A. PAULIAN

Manuskript und Abstract nicht eingelangt.

THE INTRODUCED ELEMENT IN THE COLEOPTERA FAUNA OF THE CANADIAN AND AMERICAN PACIFIC NORTHWEST

MELVILLE H. HATCH

University of Washington, Seattle, Washington

Of the 4,000 species of beetles inhabiting the Pacific Northwest, over 300, belonging to 40 families, have been introduced by human agency. Of these, about 40 may be classed as adventitious; the remaining 275 are more or less established. *Staphylinidae* lead with 55 species; *Curculionidae* are next with 28; *Carabridae*, *Lathridiidae*, and *Cryptophogidae* have 18 each.

Single introduced species were first recorded from the region in the 6th and 7th decades of the 19th century, followed by 7, 12, 28, 23, 36, 52, 58, 38, and 22 respectively in following decades to the present time. The paper discusses some of the difficulties and uncertainties surrounding the recognition of introduced species, the criteria for their recognition, and their limitation in general to habitats influenced by man. It is preliminary to what is expected to be a later detailed study.

DIE ZONALE VERBREITUNG DER BODENWIRBELLOSEN IN DEN STEPPENGEHÖLZEN

M. S. GHILAROV

Die Aufforstung der Steppezone (Anlage von Waldstreifen und Gehölzen) stellt eine der Grundmaßnahmen der Dürrebekämpfung in dieser Zone dar.

Als Kennzeichen der Veränderungen des hydrothermischen Haushalts des Bodens unter den in der Steppe gepflanzten Forsten können die Änderungen im Artenbestand der Bodenwirbellosen dienen. Als Beispiel günstiger Bedingungen für das Waldwachstum in der Steppezone sind die sich selbst regenerierenden Schluchtwälder im Norden dieser Zone zu betrachten. Beim Vergleich der Bodenfauna dieser Wälder mit derjenigen der Ursteppen sieht man, daß in manchen Tiergruppen überhaupt keine der beiden natürlichen Biotopen (*Carabidae*, *Tenebrionidae*, *Alleculidae*) oder doch nur wenige (Engerlinge, Drahtwürmer) gemeinsame Arten vorhanden sind. Bei anderen Gruppen (*Chilopoda*, *Diplopoda*) ist zwar der Artenbestand annähernd derselbe aber die Populationsdichte und das Verhältnis der Individuenzahl der einzelnen Arten sind verschieden (Ghilarov, 1953; 56; 59; Ghilarov und Folkmanova, 1957). Untersucht man die Bodenfauna der in der Steppe gepflanzten Forste und Waldstreifen, so kann man nach dem Artenbestand und nach der Individuenzahl einzelner Arten, die entweder den natürlichen Wäldern oder der Steppe eigen sind, den hydrothermischen Haushalt des Bodens beurteilen und den Schluß ziehen, ob und in welchem Grade er für das Waldwachstum günstig ist.

Je höher die Anzahl und relative Abundanz von Waldbodentieren ist, desto günstiger sind die Bedingungen für die Waldpflanzungen. Überwiegen dagegen unter den gepflanzten Wäldern, Steppenarten an Arten- und Individuenzahl, so beweist dies auch bei ziemlich gutem Aussehen der Bäume, daß die Bedingungen für die Aufforstung ungünstig ist, und ein Forst nur bei einer sorgfältigen Pflege existieren kann. Im Norden der Steppenzone (Zone der echten Tschernosjeme), formieren sich unter der Decke der gepflanzten Wälder Bodentiergemeinschaften, die sowohl die Arten einschließen, die in dieser Lokalität nur unter Au- und Schluchtwalddecke vorkommen, als auch die Vertreter der echten Steppenfauna.

Unter den natürlichen Biotopen sind die Steppengesträuchschluchten (mit *Prunus spinosa*, *Amygdalus nana*, *Caragana frutex* usw.) nach dem Artenbestand und nach der Populationsdichte einzelner Arten den künstlich gepflanzten Forsten am nächsten. Obwohl die Bedingungen für das Wachstum von Bäumen und Sträuchern ziemlich günstig sind, kann man selbst im Norden der Steppenzone, in den Ebenen der Wasserscheiden keine Selbstregeneration künstlich gepflanzter Wälder erwarten, da dort die natürlichen Standorte mit dem ähnlichen Bodenwasserhaushalt waldlos sind.

Im Zentralteile der Steppenzone (Don-Donetz Wasserscheide) wurden in der Bodenfauna künstlich gepflanzter Wälder auch manche Arten gefunden, die in den natürlichen Eichenwäldern verbreitet sind (beispielsweise — *Carabus estreicheri* F. W., *Calosoma inquisitor* L., *C. sycophantha* L., *Pterostichus coerulens* L., *Pt. strenuus* Panz., *P. longicollis* Duft., *Ophonus punctatulus* Duft., *Harpalus latus* unter den Laufkäfern, ferner *Serica brunnea* L. unter den Lamellicorniern, *Clinopodes flavipes* Folkm. unter den Chilopoden, *Trachelipus rathkei* B.-L. unter den Landasseln u. a. m.).

Doch sind gleichzeitig selbst an den stärkstbeschatteten Stellen künstlicher Wälder auch viele echte Steppenarten zu finden, z. B. *Agriotes gurgistanus* Fald., *Selatosomus latus* F., *Melanotus brunnipes* Germ., *Oodescelis polita* Sturm., *Asida lutosa* Sol., *Amphimallon solstitiale* L., *Otiorynchus lisutici* L., *Eusomus beckeri* Tourn. Manchmal überwiegen solche Steppenbodenbewohner auch im Schatten der besten alten gepflanzten Gehölze. Das bezeugt, daß die Waldpflanzungen unter diesen Bedingungen wenig

widerstandsfähig sind, wenn sich auch einzelne 50—60jährige Gehölze in ziemlich gutem Zustand befinden.

Im Süden der Steppenzone (Asow-Tschernojsjem, unweit der Stadt Asow) sind im Boden auch der besten künstlich gepflanzten Gehölze die steppenbewohnenden Arten verbreitet (*Agriotes gurgistanus* Fald., *A. sputator* L., *Asida lutosa* So., *Tentyria taurica* Tausch., *Oodescelis polita* Sturm., *Probaticus subrugosus* Duft., *Pterostichus sericeus* Fisch., *Escaryus retusidens ornatus* Folkm. u. a.). Noch am meisten „waldliebende“ Arten sind hier etwa *Rhizotrogus aestivus* Ol., *Rh. vernus* Germ., *Badister bipustulatus* F., *Panagaenus bipustulatus* F. u. a., die hauptsächlich die waldlosen, vom Steppengesträuch bewachsenen Schluchten bewohnen.

Sehr merkwürdig ist, daß hier einige Formen, die früher nur von der Balkanhalbinsel bekannt waren, in den künstlichen Gehölzen gesammelt wurden, während die ihnen verwandten kaukasischen Formen fehlen, obwohl der Kaukasus unmittelbar benachbart ist und die Balkanländer weit entfernt sind. So tritt hier *Japyx confusus rumana* Ionescu auf und fehlt *J. c. caucasicus* Ionescu, es wurde *Clinopodes flavidus polytrichus* Att. und nicht *C. f. escherichii* Verh. gesammelt usw. Dies zeigt, daß die allmähliche Besiedlung der Asowisch-pontischen Ebene in dem vom Meere befreiten Territorium nicht vom Kaukasus, sondern vom Nordwesten her stattfindet.

Der allgemeine Steppencharakter der Bodenfauna unter den künstlich gepflanzten Gehölzen dieses Gebietes zeigt, daß die Bedingungen hier für die Bewaldung höchst ungünstig sind, und daß die Gehölze nur bei ständiger sorgsamer Pflege existieren können. Tatsächlich sind hier die Holzarten äußerst wenig widerstandsfähig, sie werden rasch von der Gipfeldürre befallen.

Im Gebiete der Halbwüsten (*Festuceto-Artemisietum*) mit den kastanienfarbenen Böden sind die künstlichen Gehölze noch weniger gegen die natürlichen ungünstigen Bedingungen widerstandsfähig. Die Bodenfauna solcher Gehölze schließt typische Steppenarten ein, wie die Larven von *Opatrum sabulosum* L., *Pedinus femoralis* F., *Dorcadion* sp., *Selatosomus latius* F., *Amphimallon solstitiale* L. u. a., stellenweise auch Wüstenelemente, wie den Laufkäfer *Cymindis picta* Pall. und Vertreter der Salzbodenfauna wie *Belopus*. Selbst hier war aber eine Anhäufung von relativ mehr feuchtigkeitsbedürftigen Arten unter den Gehölzen zu beobachten. So waren hier unter der Gehölzflur die Larven von *Rhizotrogus aestivus* Ol. häufig, einer Art, die sogar im Norden der Steppenzone als treue Art der natürlichen Schluchtwälder zu betrachten ist. Manche mehr hygrophile Arten sind ebenso wie die Mehrzahl der hiesigen Steppenbewohner auch unter der Gehölzdecke zu treffen: das sind mehr oder weniger „Ruderalformen“, wie die Laufkäferarten *Amara ingenua* Dej., *Ophonus meridionalis* Duft., *O. cordatus* Duft., *Harpalus distinguendus* Duft. u. a.

Überall in der Steppenzone ergab der Vergleich der Streu- und Bodenfauna künstlicher Gehölze an Wasserscheiden und der sie umgebenden Steppe, daß die Tierwelt des Bodens unter der Gehölzdecke an allen untersuchten Orten aus den mehr hygrophilen Formen zusammensetzt. Das zeigt an, daß die Bodenfeuchtigkeit unter dem Gehölze im Vergleich mit der Steppe zunimmt, aber diese Feuchtigkeitszunahme ist nicht in allen Teilen der Steppenzone gleich.

Im Norden sichert die Bodenfeuchtigkeit den Gehölzen eine dauernde Existenz und gutes Wachstum, ohne daß allerdings eine Selbstverjüngung aus Samen eintritt. Im Zentrum der Steppenzone wachsen die künstlichen Gehölze ziemlich gut, beginnen aber schon im Alter von 30—40 Jahren zugrunde zu gehen, was oft zur Vermehrung der Schadinsekten führt. Im Süden und Südosten können die Gehölze nur bei ständiger Pflege existieren. Die Bedingungen für die künstliche Aufforstung werden überall, wie es oben gezeigt worden ist, durch die Zusammensetzung der wirbellosen Bodenfauna gut gekennzeichnet.

Aus dem Studium der Bodentiergemeinschaften in künstlichen Gehölzen ist auch der Schluß zu ziehen, daß sogar im Norden der Steppenzone die mehr hygrophilen „Waldarten“ der Bodenwirbellosen mit den oberen Bodenschichten verbunden sind. Die im Sommer in tiefere Bodenschichten eindringenden, in natürlichen Schluchtwäldern verbreiteten Arten, wie z. B. der Regenwurm *Eisenia nordenskiöldi* Eis., der Hundertfüßler *Arctogeophilus attemsi* Folkm. und die Engerlinge von *Melolontha hippocastni* F., kommen in den künstlichen Gehölzen nicht vor. Dies besagt, daß unter der Decke künstlicher Gehölze die Feuchtigkeit der oberen Bodenschichten zunimmt, während die der tieferen Bodenschichten abnimmt (vgl. die hydrologischen Angaben von G. N. Wyssotsky).

Das Verhältnis von wald- und steppentreuen Arten, von meso- und xerophilen Elementen der Bodenfauna unter den schon existierenden künstlichen Gehölzen kann als ein zuverlässiges Kriterium für die Beurteilung der Aufforstungsmöglichkeiten in allen Lokalität der Steppenzone dienen.

DIE INSEKTENWELT DER MAKARONISCHEN INSELN

HÅKAN LINDBERG, Helsingfors

Die Entstehung der mittelatlantischen oder makaronesischen Inseln und der Ursprung ihrer Fauna und Flora sind lebhaft diskutiert worden. Die Ansicht, daß die Inseln oder wohl richtiger die Landgebiete, deren letzte Reste sie darstellen, einst mit dem Kontinent in Verbindung gestanden haben, sowie daß demzufolge auch für die Fauna und Flora ein direkter Kontakt mit dem Festland bestanden hat, hat heute sowohl unter Geologen als Biologen immer mehr Anklang gefunden.

Es existiert in der Flora der Inselgruppen ein altes Element, das in der tertiären Pflanzenwelt Europas vertreten war. Manche sonst nur auf diesen Inselgruppen vorkommende Arten wachsen heute noch hier und da in kontinentalen Gebieten, zum Teil in recht großer Entfernung von den Inseln. Was die Insekten betrifft, so entdeckt man hin und wieder Arten, die vordem als endemisch z. B. für die Kanaren betrachtet wurden, nicht nur an der gegenüberliegenden Küste Afrikas, sondern auch weit im Inneren des afrikanischen Kontinents. Einer der bemerkenswertesten kanarischen Endemiten unter den Käfern, der den Rüsselkäfern nahestehende *Aglycyderes sertifer*, hat einen nahen Verwandten, *A. wollastoni*, in Neuseeland, und einen zweiten *A. olivieri*, in Neukaledonien. Auf den makaronesischen Inseln oder auf den vor ihnen existierenden Landschollen hat sich somit eine alte Fauna und Flora erhalten, die dagegen in den kontinentalen Bereichen nach Abbruch der Verbindungen zum größten Teil verschwunden ist.

Ich stelle mir vor, daß die makaronesischen Landgebiete, Landzungen, vielleicht erst nach Aufhebung der Landverbindungen in Inseln zersplittert wurden; vielleicht geschah dies in Verbindung mit einer lebhaften vulkanischen Tätigkeit. Eine auf einer solchen nunmehr abgeschürten Landzunge lebende Art zerfiel infolge der Isolation ihrer Populationen auf die einzelnen Inseln und sogar auf einzelne Teile derselben in Rassen oder im Laufe der Zeit in diesen entsprechende neue Arten. Der obenerwähnte *Aglycyderes sertifer* ist eine alte Art (ein Paläoendemit), die sich auf sämtlichen 7 Inseln Kanariens einheitlich beibehalten hat. Die Gattung *Hegeter* und viele andere Gattungen der Tenebrioniden und anderen Käfergruppen dienen wiederum als Beispiele von solchen,

bei denen die Zersplitterung des Landes zu einer isolationsbedingten Formenbildung geführt hat. Man dürfte wohl sagen können, daß, je länger die Isolation bestanden hat, desto weiter haben sich auch die entstandenen Formen voneinander entfernt. Die Fauna der einzelnen Inseln der Kanaren trägt wie auch die von Madeira und von Porto Santo ein mehr besonderes Gepräge, indem die Isolation, die hier länger gewirkt hat, zu der Entstehung von Neoendemiten, für die Inseln neue Arten, geführt hat, während die vielfach räumlich weiter voneinander getrennten Kapverdischen Inseln von Formen bevölkert sind, die man lediglich als Rassen der innerhalb dieser Inselgruppe verbreiteten Arten bewertet. Auf manchen Inseln des kanarischen Archipels, wie etwa Tenerife und Gran Canaria mit ihren Verbreitungsschranken, Höhenrücken und Gebirgsrücken sowie der dadurch bedingten Isolation der Populationen findet man eine deutliche Rassen- und vielleicht auch schon Artbildung späteren Datums. — Im großen kann man sagen, daß die Fauna auf nahegelegenen Inseln ähnlicher ist als auf entfernteren.

Wie aus dem obigen hervorgegangen sein dürfte, haben somit der Ursprung und die Verbreitung der endemischen Insektenarten Makaronesiens hierdurch vielleicht eine befriedigende Lösung gefunden.

Noch muß aber die große Verschiedenheit zwischen den endemischen ursprünglichen Faunen der verschiedenen Inselgruppen berührt werden. Zwischen den Kapverdischen Inseln einerseits und den übrigen Inselgruppen anderseits ist der Unterschied so gut wie hundertprozentig. Solche für die Kanaren nebst Madeira und die Azoren charakteristischen und an endemischen Arten reichen Käfergattungen, wie *Calathus* und *Laparocerus* usw., auf den Kanaren z. B. *Hegeter*, fehlen auf den Kapverdischen Inseln ganz, wo an ihrer Stelle andere entsprechende Gattungen, wie *Oxycara*, *Trichodus* und *Dinas*, mehrere endemische Formen entwickelt haben. Zwischen den Kanarischen Inseln und Madeira existiert eine gewisse Übereinstimmung, indem manche makaronesischen Endemiten auf beiden Inselgruppen gemeinsam vorkommen. Dies bedeutet allerdings nicht, daß diese Inselgruppen einst in direkter Verbindung miteinander gestanden hätten, aber die Landvorsprünge, deren Reste die Inseln heute darstellen, haben einander näher gelegen als, sagen wir, das ehemalige Kap Verde.

Es tut sich aber die Frage auf, wie wohl das makaronesische Vorkommen von Insektenarten zu erklären sei, die einer neuzeitlichen, im mediterranen, eremischen oder äthiopischen Gebiet mehr oder minder allgemein verbreiteten Fauna angehören. Es wäre sehr interessant zu erfahren, zu einem wie großen Teil diese Arten in den makaronesischen Landgebieten schon vor deren Trennung von dem Kontinent vorgekommen sind oder in welchem Umfang oder auf welche Weise sie später nach diesen Gegenden bzw. den Inseln gelangt sind.

In einer großen Zahl von Fällen läßt sich diese Frage natürlich nicht beantworten. Von den kanarischen Rüsselkäfern sind über 20% nichtendemisch. Ihr Vorkommen auf den Inseln kann so gut wie ausnahmslos auf eine eventuelle Einführung durch den Menschen zurückgeführt werden. Diese Rüsselkäfer sind in dem Maße an den Boden und die Vegetation gebunden, daß mit einer Ausbreitung mit dem Winde kaum zu rechnen ist, wie dagegen wohl im Falle kleiner und leichter, fliegender Insekten. Überhaupt spielt der Mensch bei der Ausbreitung der Insekten sicherlich eine größere Rolle, als man sich gemeinhin vorgestellt hat. Mit dem Menschen und seinen Transporten wird z. B. diesen im Bereich eines regen Verkehrs liegenden Inseln ein ständiger Strom von lebenden Wesen zugeführt. Es gibt Beispiele davon, wie sich neueingeführte Insekten rasch auf den Inseln ausgebreitet haben. Der Mensch hat die Vegetation auf der Südseite der Insel Madeira im Grunde umgestaltet. Die Kapverdischen Inseln haben mit den Sklaventransporten in früherer Zeit sowie mit Transporten von Vieh und deren Futter eine große Anzahl äthiopischer Pflanzen und Kleintiere erhalten.

DIE TIERGEOGRAPHISCHEN VERHÄLTNISSE ÖSTERREICHS

H. FRANZ, Wien

Österreich ist zwar ein kleines Land, seine Lage im Zentrum Europas und seine landschaftliche Mannigfaltigkeit bedingen aber, daß hier Arten mit ganz verschiedenen ökologischen Ansprüchen zu leben vermögen. Es kommt dazu, daß Österreich in einem Teile Europas liegt, in dem die Klimaschwankungen des Pleistozäns auf engem Raum in verschiedenem Umfange und in verschiedener Weise zur Auswirkung gekommen sind, so daß die präglaziale Fauna in einzelnen Teilen des Landes ganz, in anderen nur teilweise ausgelöscht worden ist.

Nach dem geologischen Aufbau lassen sich vier große Gebiete unterscheiden: 1. Österreichs Anteil an den Alpen, 2. Österreichs Anteil an der Böhmischen Masse, 3. Österreichs Anteil am nördlichen Alpenvorland, einem tertiären Hügelland, das weithin von fluvioglazialen Schottern und Löß überdeckt ist, und 4. Österreichs Anteil an der Ostabdachung der Alpen, bestehend aus einer Reihe tertiärer Beckenlandschaften.

Klimatisch befindet sich Österreich im Grenzbereich mehrerer Klimaprovinzen. Von Westen her machen sich atlantische Klimaeinflüsse bis in den österreichischen Raum bemerkbar. Diese kommen besonders deutlich im äußersten Westen, im Bodenseegebiet, zur Geltung, sind aber auch noch im Voralpengebiet Salzburgs und des westlichen Oberösterreich erkennbar. Von Osten reicht der kontinentale Klimaeinfluß bis auf österreichischen Boden. Das Nord- und Mittelburgenland, und der östliche Teil von Niederösterreich, westwärts bis zum Ostabfall der Böhmischen Masse, bis zur Wachau und zum Alpenostrand gehören diesem Klimaraume an. Warme und trockene Sommer sowie schneearme, verhältnismäßig kalte Winter sind für diese Gebiete kennzeichnend. Der Süden des Landes reicht nahe an den Mittelmeerraum heran und wird, südlich des Alpenhauptkammes gelegen, von ihm klimatisch deutlich beeinflusst.

Die Alpen steigen als Hochgebirge bis zur nivalen Höhenstufe auf, ihre Randgebiete sind niederschlagsreich, die im Regenschatten liegenden Täler weisen dagegen ein zum Teil extrem kontinentales Klima auf.

Die Böhmische Masse ist eine weitgehend eingeebnete Altlandschaft, die sich in ihren höchsten Teilen bis über 1000 Meter Seehöhe erhebt und dort ein ungewöhnlich rauhes Klima aufweist.

Die Tierverbreitung spiegelt den raschen Wechsel der geologischen und klimatischen Verhältnisse wider, was an Beispielen gezeigt werden soll¹. Ich wähle als solche ausschließlich Insekten, es sei aber betont, daß die übrige Tierwelt und die Pflanzen in ihrer Verbreitung gleiche Gesetzmäßigkeiten erkennen lassen.

Die Zahl der Insekten mit atlantischer Verbreitung, die bis Österreich vorgedrungen sind, ist verhältnismäßig gering. Als Beispiel sei der Käfer *Haptoderus pumilio* Dej. genannt. Dieser ist in Westeuropa bis Nordspanien verbreitet und findet sich in den niederschlagsreichen Nordalpen von Vorarlberg bis zum Wiener Schneeberg, tritt auch in der Böhmischen Masse auf und wurde ein einziges Mal auch in den Karawanken gefunden. Eine ähnliche atlantische Verbreitung zeigt der Rüsselkäfer *Barypithes araneiformis* Schrk. Einzelne Endemiten der Ostalpen, die offenbar ein sommerfeuchtes Klima und schneereiche Winter beanspruchen, finden sich gleich den atlantischen Arten nur in den niederschlagsreichen Randgebieten des Alpenraumes. Sie dringen nur in feuchten Gräben und Schluchten tiefer ins Gebirgsinnere vor. Als Beispiel einer so verbreiteten Art sei *Trechus rotundipennis* Dftsch. genannt. Wie sich das ozeanische Alpen-

¹ Im Vortrag wurden zahlreiche Verbreitungsarten gezeigt, auf deren Wiedergabe hier wegen der Kosten verzichtet werden muß.

randgebiet gegen das kontinentale, zentralalpine Gebiet abgrenzt, läßt sich am besten mit Hilfe der Verbreitung der Buche und der Zirbe kartographisch darstellen.

Ein völlig anderes Verbreitungsbild als die atlantischen zeigen alle jene Organismen, die an ein trockenes, sommerwarmes Klima gebunden sind. Sie besitzen ihre Hauptverbreitung im warm-kontinentalen Klimaraum Südosteuropas und reichen von dort durch das Karpathenbecken bis Österreich und in die Tschechoslowakei. Typische Beispiele dieses Verbreitungstypus sind die drei in Österreich vorkommenden Erdbockarten *Dorcadon pedestre* Poda, *D. fulvum* Scop. und *D. aethiops* Scop. Der pannonisch beeinflusste Klimaraum Österreichs beherbergt zahlreiche weitere Tiere mit ähnlichem Verbreitungsbild. Alle diese Arten dringen auf der Balkanhalbinsel nicht bis zur Küste des Adriatischen Meeres vor.

Eine andere Gruppe von Arten besiedelt einerseits die warmkontinentalen Gebiete Südosteuropas und andererseits die östlichen Mittelmeerländer. Sie repräsentieren den in der biogeographischen Literatur häufig als pontomediterran bezeichneten Verbreitungstypus. Arten, die diesem angehören sind der an *Ornithogalum*-Arten lebende Rüsselkäfer *Brachycerus foveicollis* Gyll. und die Heuschrecke *Gampsocleis glabra* Hbst. *Epacromius caerulipes* ist von Ostasien bis Istrien verbreitet, die ssp. *pannonicus* Karny besiedelt Ungarn und das Ostufer des Neusiedler Sees. *Lasiorrhynchites praeustus* Boh. und *Celes variabilis* Pall. reichen im Mediterrangebiet westwärts bis Südfrankreich, *Timarcha tenebricosa* F. ist im Westen durch verwandte Arten vertreten. Es gibt zahlreiche das pannonische Klimagebiet Österreichs besiedelnde pontomediterrane Insektenarten.

Eine größere Anzahl wärmeliebender Insekten mit mediterraner Hauptverbreitung hat die Alpen nicht nur im Osten sondern auch im Westen umgangen und ist auf den beiden Wegen verschieden weit nordwärts vorgedrungen. *Asida sabulosa* Fuessl. hat im Westen noch den Ärmelkanal erreicht, im Osten dagegen nur Jugoslawien und Rumänien, *Cymindis variolosa* F. reicht dagegen über das östliche Österreich bis Böhmen. *Sisyphus schaefferi* L. gehört zu den wenigen von Südosten bis Linz vorgedrungenen Käfern. *Tridactylus variegatus* Latr. ist bisher in Österreich nur bei Illmitz und Podersdorf, *Homorocoryphus nitidulus* Scop. in Ost- und Südsteiermark und im Burgenland nordwärts bis zum Südufer des Neusiedler Sees gefunden worden. Beide Arten besiedeln im Mediterrangebiet ein sehr ausgedehntes Areal.

Während das Gros der wärmeliebenden Arten Österreichs auf das pannonische Klimagebiet im Osten Niederösterreichs und im Nordburgenland beschränkt ist, sind einzelne Arten auch in die niederschlagsarmen inneren Alpentäler eingedrungen und steigen in diesen zum Teil ziemlich hoch empor. Ihre am weitesten vorgeschobenen Standorte sind bisweilen weithin isoliert und tragen Reliktcharakter. Beispiele wärmeliebender Arten, die weit in die Alpen vordringen, sind u. a. der Schmetterling *Satyrus hermione* L. und der Blattkäfer *Cryptocephalus elegantulus* Grav. Eine Anzahl thermophiler Arten ist für das obere Inntal in Nordtirol (Föhngebiet) kennzeichnend und aus Südtirol dahin gelangt, so *Zonabris floralis* Pall. und *Ascalaphus libelluloides*, während *Anthaxius pedestris* F. offenbar von Westen her in Tirol eingedrungen ist. Eine kleine Anzahl von Steppentieren ist wohl noch vor der postglazialen Wiederbewaldung der tieferen Gebirgslagen in die hochalpinen Grasheiden emporgestiegen und bevölkert dort vor allem die Südhänge der hohen zentralalpinen Massive. Solche Arten weisen häufig infolge ihrer Bindung an das kontinentale, inneralpine Klima eine ausgeprägt zentralalpine Verbreitung auf. Eine Art, die diesem Verbreitungstyp entspricht, ist die Forficulide *Anechura bipunctata* F., die in Österreich auch an einigen xerothermen Punkten im pannonischen Klimagebiet und von da ostwärts bis in die Mongolei, südwärts bis Sizilien vorkommt. Andere auffällige Steppenrelikte des zentralalpinen Gebietes sind

Bobacella corvina Horvath (Südseite der Glocknergruppe, Ungarisches Mittelgebirge; weitere Arten der Gattung in Südrußland und Turkestan) sowie *Coleophora franzi* Klimesch (bisher nur von der Gamsgrube am Großglockner bekannt, nahe verwandt mit *Coleophora kyffhusana* Petry vom Kyffhäuser, die erstgenannte Art an *Gypsophila repens*, die zweite an *Gypsophila fastigiata* lebend).

Außer ausgeprägt xerophilen und heliophilen Arten sind auch zahlreiche boreoalpine Arten im Alpengebiet zentralalpin verbreitet. Einige Beispiele dafür sind: *Pterostichus kokeili* Mill., *Geodromicus globulicollis* Mannh., *Arctia quenseli* Payk. und *Zygaena exulans* Hochw.

Als dritte, allerdings wenig zahlreiche Gruppe mit zentralalpiner Verbreitung sind alpine Endemiten zu nennen, die auf Nunatakern die Eiszeiten überdauert haben. Beispiele solcher nur höchste Gebirgslagen besiedelnder Arten sind *Nebria atrata* Otto und *Dichotrachelus stierlini* Gredl.

Infolge ihrer intensiven eiszeitlichen Vergletscherung sind die inneren Teile der Alpen sehr arm an Endemiten mit beschränkter Verbreitung, während die eiszeitlich nicht von Gletschern und Firn überdeckten Randberge des Gebirges als Massifs de refuge eine zum Teil sehr artenreiche und englokal verbreitete hochalpine Fauna aufweisen. Die Fauna der Massifs de refuge ist in den Ostalpen vor allem auf Grund der Arbeiten von K. Holdhaus sehr gut bekannt, wegen Raum mangels können hier nur wenige Arten als Beispiele angeführt werden. Unter den Käfern sind als Bewohner der Massifs de refuge u. a. zu nennen: zahlreiche Arten der Gattung *Trechus*, ferner die Subgenera *Leirides* und *Leiromorpha* der Gattung *Amara*, mehrere Vertreter der Gattungen *Crepidodera*, *Otiorrhynchus* und *Dichotrachelus*.

Namentlich in den eiszeitlich nur lokal vergletscherten östlichen und südlichsten Alpentteilen leben neben englokalen Endemiten auch solche hochalpine Arten, die größere Areale bewohnen. Als Beispiele solcher seien die Käfer *Trechus ovatus* Putz., *Pterostichus illigeri* Panz. und *maurus* Duft., *Corymbites guttatus* Germ. und *Byrrhus picipes* Duft. angeführt.

Im nordöstlichen und vor allem östlichen Alpengebiet kommen neben hochalpinen Endemiten auch solche vor, die vorwiegend oder sogar ausschließlich subalpine Lagen bewohnen. Eine solche Art ist der Laufkäfer *Pterostichus selmanni* Duft. Daneben finden sich in den östlichsten Teilen der Alpen auffällig viele montane Insekten, die aus den Dinarischen Gebirgen bis in diesen Teil der Alpen ausstrahlen. Es ist sicher kein Zufall, daß eine ganze Reihe von ihnen ihre Verbreitungsgrenze fast genau dort findet, wo die zusammenhängende Talvergletscherung während der Eiszeit ihr Ende gefunden hat. Besonders auffällige Beispiele, auf die ich schon in früheren Veröffentlichungen hingewiesen habe, sind die Käfer *Platynus scrobiculatus* F., *Aptinus bombardia* Illig. und *Laena viennensis* Sturm. Ihre Verbreitung findet in den nordöstlichen Alpen fast genau an den Endmoränen der großen Talgletscher ihre Westgrenze.

Ein im wesentlichen gleiches Verbreitungsbild zeigen u. a. *Pedilophus auratus* Duft., *Sclerophaedon carniolicus* Germ., *Liosoma cyanopterum* Redt. und auch die Höhlenheuschrecke *Troglophilus cavicola* Koll. Man kann mit hoher Sicherheit annehmen, daß diese Arten wie die hochalpinen Endemiten die Eiszeiten an Ort und Stelle überdauert haben oder doch nur auf geringe Distanz postglazial zurückgewandert sind. Dasselbe scheint auch für einige typische Waldarten zu gelten, so die Käfer *Bythinus longulus* Ksw., *Rhinomias austriacus* Reitt. u. a.

Es ist auffällig, daß in den östlichsten Teilen der Alpen die Zahl der subalpinen Relikte und der wenig beweglichen Waldbodenarten gegen die Ränder des Gebirges hin zunimmt. Am größten ist ihre Zahl im Raume südlich des Hochschwab und Semmering und östlich der Gleinalpe. Im Grazer Bergland gibt es sogar auch eine kleine Anzahl

endemischer Waldbewohner, so die Käfer *Cephennium fraterculum* Besuchet i. l., *Stenichnus styriacus* Franz i. l. und *Rhinomias peneckeii* Reitt. Typische terricole Blindkäfer finden sich in größerer Zahl erst südlich der Drau, nördlich derselben ist eine artenreiche, auch blinde Bodenkäfer umfassende Reliktfauna nur vom Südhang der Koralpe bekannt, wo sie von E. Hölzel und Struppi entdeckt wurde.

Diese biogeographischen Tatsachen finden in geomorphologischen Befunden ihre Erklärung. Sie lassen erkennen, daß die Schneegrenze, die in den Eiszeiten in den Nordalpen stellenweise unter 1200 Meter abgesunken sein muß, im Bereiche der Gleinalpe und der an sie im Süden angrenzenden Gipfel auch während der Maxima der Vergletscherung relativ hoch gelegen war. Am höchsten ist sie auf der Koralpe anzusetzen, wo sie nicht unter 1800 Meter abgesunken sein kann.

Blinde Höhlenkäfer haben sich vor allem südlich der Drau erhalten, es beherbergen aber auch einige große Höhlensysteme der Nordostalpen (Dachsteinhöhlen und Höhlen der Gesäuseberge) extreme Relikte (*Arctaphaenops angulipennis* Meixn. u. *styriacus* Winkl.).

Es ist auffällig, daß sich in den Bergen am Alpenostrand zwischen Wien und Semmering nur sehr wenig englokal verbreitete Bodentiere finden. An hygrophilen Endemiten sind unter den Käfern nur *Leptusa austriaca* Schptz. (Hoher Lindkogel, Merkenstein, Hohe Wand) und der erst kürzlich von E. Piffel am Leopoldsberg bei Wien entdeckte *Austriacotyphlus piffli* Schptz., der dort in Gesellschaft einer Reihe südlicher Bodmilben lebt, zu nennen. Neben diesen hygrophilen Bodentieren beherbergt das Gebiet die eher xerotherme Raubmilbe *Allocaeculus relictus* Franz (Alpenostrand bei Mödling und Gumpoldskirchen, Hundsheimer Berge, nördlicher Teil des Leithagebirges, Pollauer Berge in Südmähren). Als englokal verbreitetes Relikt ist auch die von J. Breit auf einer Donauinsel bei Klosterneuburg entdeckte und seit Jahren verschollene *Chrysomela perplexa* Breit anzuführen. Auch sie ist eine heliophile Art, kein Waldbewohner.

Der überwiegende Teil der die Alpen und deren Vorland heute bewohnenden Insektenarten ist nach der letzten Eiszeit in diese Gebiete in breiter Front eingewandert bzw. hierher zurückgekehrt. Die Rückwanderung hat bei einzelnen Arten zur Wiederbesiedlung des gesamten Alpenraumes geführt, andere sind auf ihrem Wanderweg an einer bestimmten Linie stehengeblieben. Dies war zum Beispiel bei den beiden subalpin und (seltener) hochalpin lebenden *Trechus*-Arten *Trechus alpicola* Sturm und *T. limacodes* Dej. der Fall. Beide sind westwärts nur bis ins Glocknergebiet gelangt und haben die Linie Kalsertal und unteres Iseltal westwärts nicht überschritten.

Wie anderwärts so dauern auch in Österreich die Insektenwanderungen noch in der Gegenwart an. Sie sind durch den modernen Verkehr, durch die anthropogene Veränderung der Naturlandschaften und durch säkulare Klimaschwankungen bedingt. Am besten sind wir über rezente Verschiebungen der Verbreitungsareale bei solchen Arten unterrichtet, die wie *Leptinotarsa decemlineata* Say oder *Hyphantria cunea* Drury als Pflanzenschädlinge wirtschaftliche Bedeutung haben. Die extrem warmen Jahre 1945 bis 1948 haben auch bei anderen Arten auffällige Verschiebungen ihrer Verbreitungsgrenzen gebracht, so z. B. bei *Gryllus campestris* L., der in den inneren Alpentälern weithin fehlt, im Jahre 1945 aber über den Buchauer Sattel in das mittlere Ennstal einwanderte und 1948 dort wieder ausstarb.

L I T E R A T U R

- CONCI, E. u. A. GALVAGNI: Osservazioni sugli Ortoteri cavernicoli della Venezia Tridentina, Publ. Mus. Civ. Rovereto 65, 1943, 26 S. — FRANZ, H.: Die thermophilen Elemente der mitteleuropäischen Fauna und ihre Beeinflussung durch die Klimaschwankungen der Quartärzeit. Zoogeographica 3, 1936, 159—320, 6 Abb., 3 Verbr.-Karten. — FRANZ, H.: Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern, Denkschr. Akad. Wiss. Wien, mathem.-nat. Klasse, Abt. I, 107, 1943, 552 S., 10 Verbr.-Karten, 14 Taf. — FRANZ, H.: Prä- und inter-

glaziale Relikte in der Bodenfauna der Nordostalpen, Proc. 8th Int. Cong. of Entom. Amsterdam 1950, 1—19, 9 Verbr.-Karten. — FRANZ, H.: Die Nordostalpen im Spiegel ihrer Landtierwelt. Bd. 1, Innsbruck 1954, 664 S., Bd. 2, 1961, 792 S. — FRANZ, H.: Zur Kenntnis der Bodenfauna der Südostalpen. Ztschr. Arbeitsgem. österr. Entom. 12, 1960, 19—23. — FRUHSTORFER, H.: Die Orthopteren der Schweiz und der Nachbarländer auf geographischer sowie oekologischer Grundlage mit Berücksichtigung fossiler Arten. Arch. Naturgesch., Abt. A, 1921, Heft 5, 1—262. — HOLDHAUS, K.: Die europäische Höhlenfauna in ihren Beziehungen zur Eiszeit. Zoogeographica 1, 1932, 1—53. — HOLDHAUS, K.: Das Phänomen der Massifs de refuge in der Koleopterenfauna der Alpen. C. R. V^e Congr. Int. d'Entom., Paris 1932, 397—456. — HOLDHAUS, K.: Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abh. zool.-bot. Ges. Wien, Bd. 18, 1954, 493 S., 52 Taf. (Verbr.-Karten). — HÖLZEL E.: Die Bodenfauna eines während der Eiszeit persistierenden Buchenwaldes am Südhang der Koralpe. I. Geographische, ökologische und faunistische Verhältnisse. Carinthia II. 67, 1957, 111—127. — SCHEERPELTZ, O.: Die Entdeckung einer neuen terrikolen Staphyliniden-Gattung und einer neuen blinden Art dieser Gattung in der nächsten Umgebung Wiens. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 98—99, 1959, 4—12. — WÖRNDLE, A.: Die Käfer von Nordtirol. Schlern-Schriften Nr. 64, Innsbruck, 1950, 388 S.

FOREST-STEPPE ZONE AS AN IMPORTANT ZOOGEOGRAPHICAL UNIT

K. V. ARNOLDI

The forest-steppe zone was usually regarded by the classics of Russian zoogeography as a zoogeographical unit—a province or a subprovince of the European-Siberian subregion. It is usually interpreted as some transitory intermediate zone or territory between the forest and steppe provinces, although there is no real substantiation of it, because no thorough and complete analysis of the whole faunistic complex of the “forest steppe” was done, considering the Invertebrate fauna as well.

Basing the status of the forest steppe zone or province is not only of a considerable scientific importance but, as it is shown by V. N. Starks investigations (1959) in the long run of an interest for praxis in connection with the problem of the origin of many agricultural pests.

Zoogeographical, faunogenetical and ecological analysis of some large and small insect groups, some families of Coleoptera, Hemiptera and Formicidae leads to the European part of the USSR is rather well characterized qualitatively and quantitatively (i. e., by the population ratio of various species) when compared to forest and steppe zones.

There are quite a few characteristic (endemic) species with typically forest-steppe ranges which approximately coincide with the borders of the zone, i. e. with the range of rich in humus and leached black soil.

There are characteristic, now interrupted, relict ranges of many species or closely related groups of species, specific just of the forest steppe.

An amount of species widely distributed in the West European forest, in particular oak groves, are restricted in the USSR to the forest steppe. This does not allow to subordinate the forest-steppe to the steppe zone, as it is sometimes done.

Ecological and historical connections of species distributed in the steppe and forest-steppe zones show the possible forest-steppe origin of many recent steppe dwellers. The same is proved by the analysis of the origin of many agricultural pests occurring in the South of the European part of the USSR.

The forest-steppe is a very characteristic and in many respects primary natural zone and at the same time a zoogeographical subprovince.

ON THE ECOLOGICAL INFLUENCE ON THE DISTRIBUTION OF THE TROPICAL INSECT FAUNA

S. J. R. BIRKET-SMITH

Nigerian College, A. S. T., Ibadan, Nigeria

On an earlier occasion I have had the opportunity of collecting in the primary forest in the French Cameroons. During the first period of my present stay in Western Nigeria I noticed a distinct difference between the material of nocturnal insects collected here and in the French Cameroons, a difference I ascribed to the fact that the places mentioned belong to different zoogeographical subregions, the Central African and the West African subregion respectively.

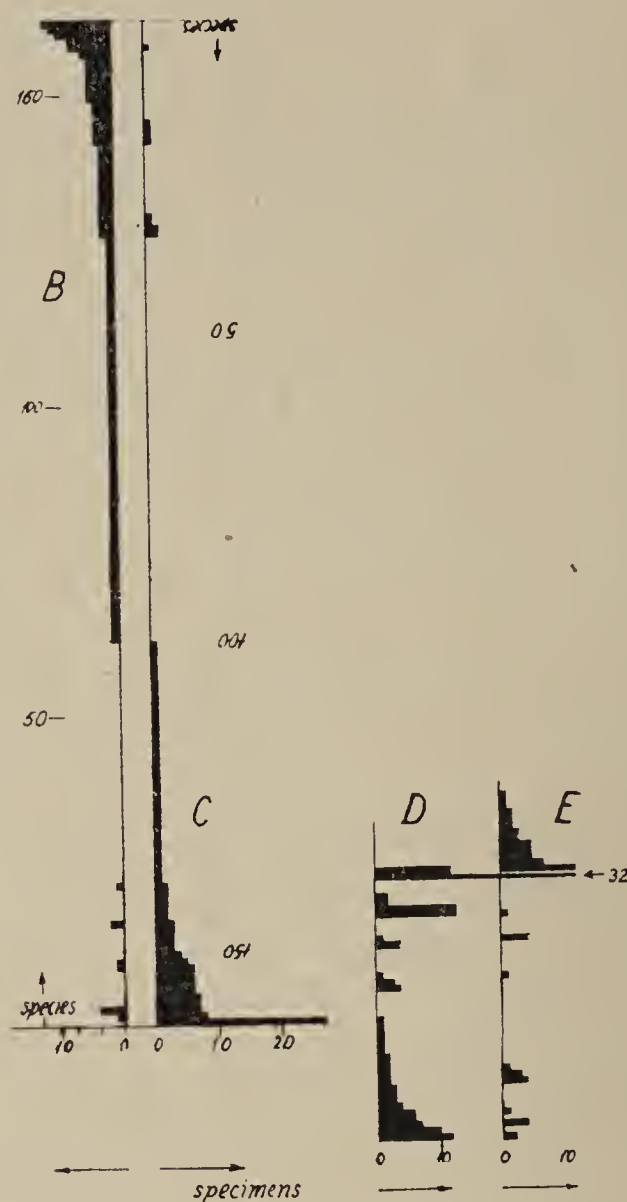
The boundary between the Central African and the West African subregions is usually considered to be the Cross River not the River Niger. As far as for example the mammals are concerned this boundary is a rather well defined one; but the very dense population between the Cross River and the River Niger makes it difficult to estimate how natural it is. Regarding the insect fauna it has not been possible to find anything like a zoogeographical boundary.

The samples from the French Cameroons were very imperfect ones, due to lack of adequate collecting apparatus. Additional samples from the Central African subregion were therefore obtained by means of mercury vapour lamps in the British Cameroons: on Mount Cameroon, at Bibundi on the Southern coast of the volcano; at Buea on the Eastern slope about 1000 m above sea level, and on the Eastern slope at 2000 m and at 3000 m above sea level; and further at Kumba (formerly known as Johann Albrechts Höhe or Barombi Station). Especially the last locality, surrounded, as it is, by old and high pluvial forest, is most suitable for the study of the forest fauna. With a few exceptions all species previously known from the French Cameroons were here taken in numbers, in spite of the fact that the samples were taken in different seasons. Because of the extensive agriculture and the dense population in the Western Region of Nigeria, high forest is scarce and truly primary forest hardly found at all. However, representative samples were obtained in old high forest, untouched for several hundred years at Owenna, comprising more than 5000 species of insects. Supplementary samples were obtained in various places in the Western Region in 20—100 years old secondary forest. About 120 samples have in all been obtained in the Western Region of Nigeria, and 31 in the British Cameroons, each sample comprising from a few hundred (rarely, during the harmattan or on the upper levels of Mount Cameroon) to more than 1 kg of insects (during the wet season in high forest). Of this immense number of insects only the order Lepidoptera has so far been the subject of a closer study, and the following figures refer to this order only.

The samples from the high forest at Owenna in Western Nigeria were taken on 17—24 July, in the middle of the wet season simultaneously at three different levels, 1 m, 8 m and 32 m above ground. These samples contained 738 (possibly 759) species of Lepidoptera, among which nearly 98% of the species collected at Kumba and Bibundi, which were all collected during the first week of April, the beginning of the wet season. In all 583 species and 251 species were collected at Kumba and at Bibundi out of which 11 and 1 respectively were not found at Owenna. The additional samples from Western Nigeria gave 3 more of these species.

From a series of samples taken near Ibadan in Western Nigeria every 5—7 days throughout the year it became evident that more than half of the species present here were continuously active throughout the year, except during the harmattan, when the temperature at night usually drops below 15° C (lowest temperature recorded: 4° C).

About one third of the species will not be found during the peak of the dry season from early December to late February, but in the remainder of the year they will appear continuously. About one fifth of the species will appear intermittently with short intervals and only a few species (less than 2%) will have only a few generations a year.



Distribution, numeric scale.

B, from Primary Forest (Fog-Forest), 2000 m above sea level.

C, from tall grass on about 28 years old lava stream, 50 m from sample B.

D, from old grasscovered lava stream, 2800 m above sea level.

E, from small group of trees on old lava, about 200 m from sample D, but from a different night.

All from Mount Cameroon, British Cameroons.

M. Cameroon. 1-8/4-57

The three samples from each level at Bibundi and the five samples from Kumba were mutually so similar that it can be assumed that they give a fair representation of the fauna in those particular places and at that time. While the forest at Kumba is a very dense and well developed pluvial forest, the forest at Bibundi is relatively open and poorly developed. From the experience from Ibadan it might be assumed that the samples from Kumba and Bibundi contain at least half the species present there, sooner about 70%. With a yearly distribution at Kumba similar to the distribution at Ibadan this leaves as characteristic of the Central African region less than 4% of the species. In all, 195 species have been collected in Western Nigeria but not in the Cameroons, but because of the far higher number of samples from this region, no importance can be attached to this figure. In no case subspecific differences have been observed.

Faunistic dissimilarities of a quite different magnitude have been observed between samples from various localities in the same region, often even very close together, but differing in ecological respects.

A few examples will illustrate this:

The samples from Owenna gave at the various levels: at 1 m, 468 species of which 268 were only found at this level, at 8 m, 180 species of which 114 were only found

here, at and 32 m, 352 species of which 185 were particular to this level. If the uncertainty is estimated to —40% of the number of species particular to any level, it means that the percentage of species particular to the various levels are 36%, 32% and 38% respectively.

In secondary forest these figures will decrease, the younger the forest, the lower the figures, until in larger clearings no faunistic levels are discernible.

In several cases differences affecting up to 30% of the species have been found between samples taken in secondary forest at the same level and time but on different localities only a few miles apart; in some of these cases no difference between the forest in the two localities could be observed, neither in climatographical nor in botanical respect.

Where botanical differences are apparent, the faunistic differences may be very pronounced. As an especially striking example two samples from Mount Cameroon should be mentioned. Both samples were taken at 2000 m above sea level; one sample was taken 1 m above ground level in tall grass on a 28 years old lava stream, the other sample about 2 m above the ground in primary forest (fog forest) less than 50 m from the first one but not visible from it. In all 162 species of Lepidoptera were captured here, 106 in the forest, 71 in the grass and only 15 species or 9.6% ($\pm 1.5\%$) were common to the two samples. (If all species of insects are considered, the figures were 178 in grass, 228 in forest and 20 species = 4.9% in common.)

The conclusion from the above observations, at least as far as the Lepidopterous fauna is concerned, must be 1. since the faunistic differences between adjacent localities are so large, and 2. since the faunistic differences between the regions apparently are so small, a detailed examination of far larger collections than at present available is necessary to establish a division of the area in a Central African and a West African Zoogeographical Subdivision.

THE ETHIOPIAN ELEMENT IN THE INSECT FAUNA OF ISRAEL

H. BYTINSKI-SALZ

Department of Zoology, University of Tel Aviv

The more intensive exploration of the Southern part of Israel during the last 10 years has resulted in a large increase of species of paleotropical origin, new to Israel, which showed that the Ethiopian element in the fauna of Israel is of greater importance than thought before. It may be provisionally estimated at 8—10%, though Bodenheimer (1937) already gives an average of 5% for 4369 species; this percentage however includes also the fauna of the Sinai peninsula, which in itself is richer in paleotropical elements than Israel herself. The abovementioned average is however of little interest, as the faunal spectrum of different orders or families may contain from 0% to 50% species of Ethiopian origin, according to the historical origin of the group.

Three ecological groups of insects are especially rich in Ethiopian elements: 1. migrating insects, 2. insects associated with fresh water and 3. insects dependant on plants of Ethiopian origin.

1. *Migrants*: No European or Mediterranean species are among the migrants, which all enter from the East or South. Among *Lepidoptera* 3 species are rare migrants:

Catopsilia florella, *Hypolimnys misippus* and *Plusia orichalcea*; the following species also belong to this group, though they continuously breed in wintertime in the Jordan-graben: *Colotis fausta*, *C. phisadia*, *Anapheis aurota*, *Danaus chrysippus*. Immigration into Israel has not yet been observed, but these species migrate every summer from their winter quarters into the coastal plain, where they develop a number of generations but finally die out in winter. Other migrating species of paleotropic origin are among the hawkmoths: *Acherontia atropos*, *Herse convolvuli*, *Celerio lineata livornica*, *Chaerocampa celerio* and *Ch. alecto* which, though they all breed in the country, are known to occur in some years and seasons in exceptional numbers and may be reinforced by migrating swarms. The same is the case with some noctuid moths as *Agrotis ypsilon*, *Prodenia litura*, *Laphygma exigua*, *Chloridea obsoleta*, *Plusia chalcytes*, which in part may be observed for the thousands on the lamps at the gulf of Eilat or may occur in sudden unseasonal outbreaks within the country. Of the 8 species of the family *Aeschnidae* (dragonflies) which is known to contain many migrating species, 50% are of Ethiopian origin, and the Ethiopian origin of the locusts *Schistocerca gregaria* and *Locusta migratoria* is well known.

2. An extraordinary large number of fishes and insects living in fresh water are of paleotropic origin. As shown in the following table this is also true for the grasshopper fauna of the perennial grasses and reeds in humid places ("segetofauna").

Group	Number of species	endemic	Ethiopian element	% of Ethiopian element in non-endemic species	Average % of Ethiopian elements in
Fishes	24	10	5	35.4	
Odonata	45	—	16	35.5	
Hydrocanthares	50	2	8	16.0	Average for 12 large Coleoptera families: 1.2%
Hydrocoridae	50	—	13	26	Geocores: 7.1%
Culicidae	39	—	16	41.0	Tachinidae: 6.9% (Kugleri.l.) Tabanidae: 20% (Theodori.l.)
Acrididae (Segetof.)	17	—	11	64.7	Acrididae total: 18%

3. Of the many plant species of Ethiopian origin, the insect fauna has been worked up only for the desert acacias (*Acacia raddiana*, *A. spirocarpa*, *A. seyal*) (Bytinski-Salz 1954). Of other plants some insects of paleotropic origin are known to live on them, but no complete faunal list is available. To give some examples *Colotis phisadia* and *C. chrysonome* on *Salvadora persica*; *Col. fausta* and *Anaphaeis aurota* on *Capparis*; *Danaus chrysippus*, *Poecilocerus bufonius*, *Aphis nerii* on *Asclepiadaceae* (*Calotropis*) *Earias insulana* in the Ethiopian enclave of Ejn Geddi primarily on *Abutilon* and not on *Malva*; *Aorus anthracinus* on *Papyrus* (Distr.: Huleh-Port. Angola, Rhodesia). But also the chiefly eremian genus *Tamarix* harbours quite a number of Ethiopian elements.

Of 35 insect species stenophagous on *Acacia* 28 are of Ethiopian, 3 of Paleotropic origin and 3 endemic with Ethiopian affinities = 97.1%.

The Ethiopian element, as far as it is not directly connected with a vegetation of Ethiopian origin is rather independent of the geographical regions, though in general the % of this element is larger in the Jordan valley and the "Arava" (Graben from the Dead sea to the Gulf of Eilat (Aquaba). Of 303 nonendemic species of *Lepid.* +

Coleopt. + *Hymenopt.* (*pars*) occurring in Israel only in the Jordan Graben (from Jericho to Ein Hosb) 18.5% are of Ethiop. origin. The following table gives the regional distribution of *Orthoptera* of Paletropic origin (data in part after Bodenheimer 1935).

	Dune belt	Coastal plain	Medit. Mounts	Galilea	Jordan valley	Negev	Moab	
Total number of species	65	110	107	63	119	34	49	Sa. 204 different species
Of Paletrop. origin (Ethiopian + Indian)	16	18	15	9	25	5	7	
% of total	24.5	16.4	14.0	14.3	21.1	14.4	14.3	average 18.1

The interesting feature of this table is not, that the dune belt and the Jordan valley have a rather high percentage of Ethiopian elements, which is due to special ecological conditions common to both, but, that the differences between them and the other regions are relatively so small, showing that from a geographical point of view the

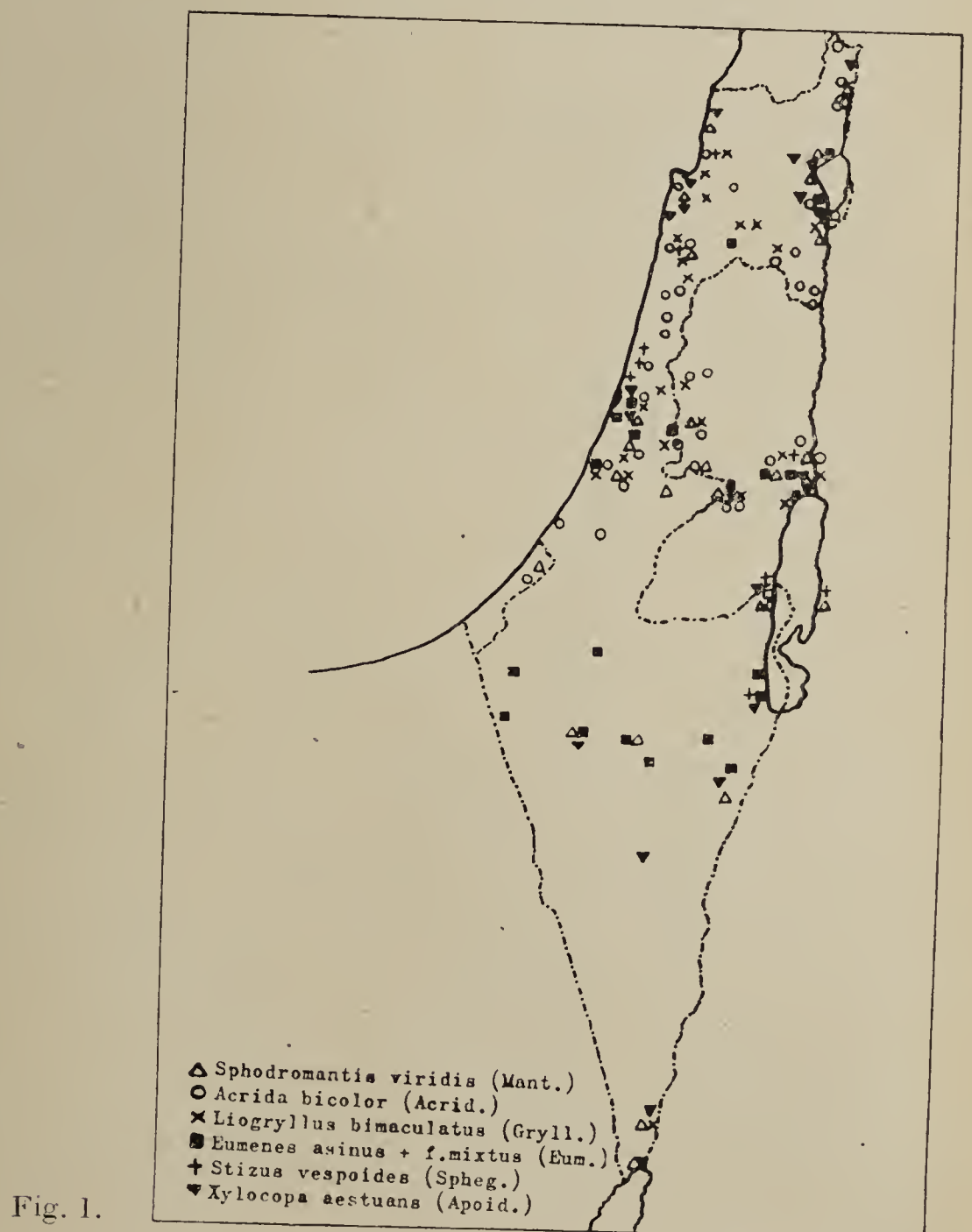


Fig. 1.



Fig. 2.

Ethiopian element in the Orthoptero-fauna is rather uniformly distributed. This is also corroborated by the rather uniform distribution of examples of other insect groups as Vespoidea, Apoidea etc. which are in general independent of phytoecological areas (see Fig. 1). This already shows that the penetration of the Ethiopian element into the insect fauna of Israel cannot be of very recent origin; and that this immigration must clearly have occurred not once but in several waves.

The History of Immigrations

The oldest generic elements in the fauna of Israel are of Gondwanian origin and therefore probably still Mesozoic, as species of the same genus have an extremely disjunctive distribution and occur in all continents and in such isolated islands as Madagascar, New Zealand and other islands of the Pacific (Fig. 2); besides this, there is a secondary tertiary distribution of species groups around the shores of the Tethys. Another slightly younger group is confined to the Paleotropics, but there shows a similar distribution (Fig. 3). The species of some of these genera are already so far differentiated that they are considered to belong to different subgenera as f. e. *Exoneura* s. str. 3 species Australia, Tasmania, *Exoneura* sg. *Exoneuridia*: 1 species Lebanon, Israel. Other genera or species-groups of somewhat younger age are confined to Africa (usually excl. Madagascar) with a penetration into the Western Asiatic border regions. Such genera are f. e. *Steraspis* (ca. 50 species of which only 3 penetrate to the N. of the Sahara, Arabia and Asia minor up to Cyprus) *Ochrilidia* (Israel-Trop. and S. Africa), *Fulaspis* (2 spec. Senegal, Israel) or the *Acmaeodera elevata* group and the *Agrilus discolor*-group (Fig. 4). Most of these elements have an endemic species in the Sinai-Israel-Jordan area.

Younger elements of a probably late Pliocene age are represented in our region by endemic subspecies as f. e. *Oryctes boas sinaicus*, *Tetraponera bifoveolata syriaca*, *Ochrilidia flicornis judaica* a. o.

If we postulate, that those species, that show not yet any subspecific differentiation are the youngest immigrants, though of course subspeciation in different orders may

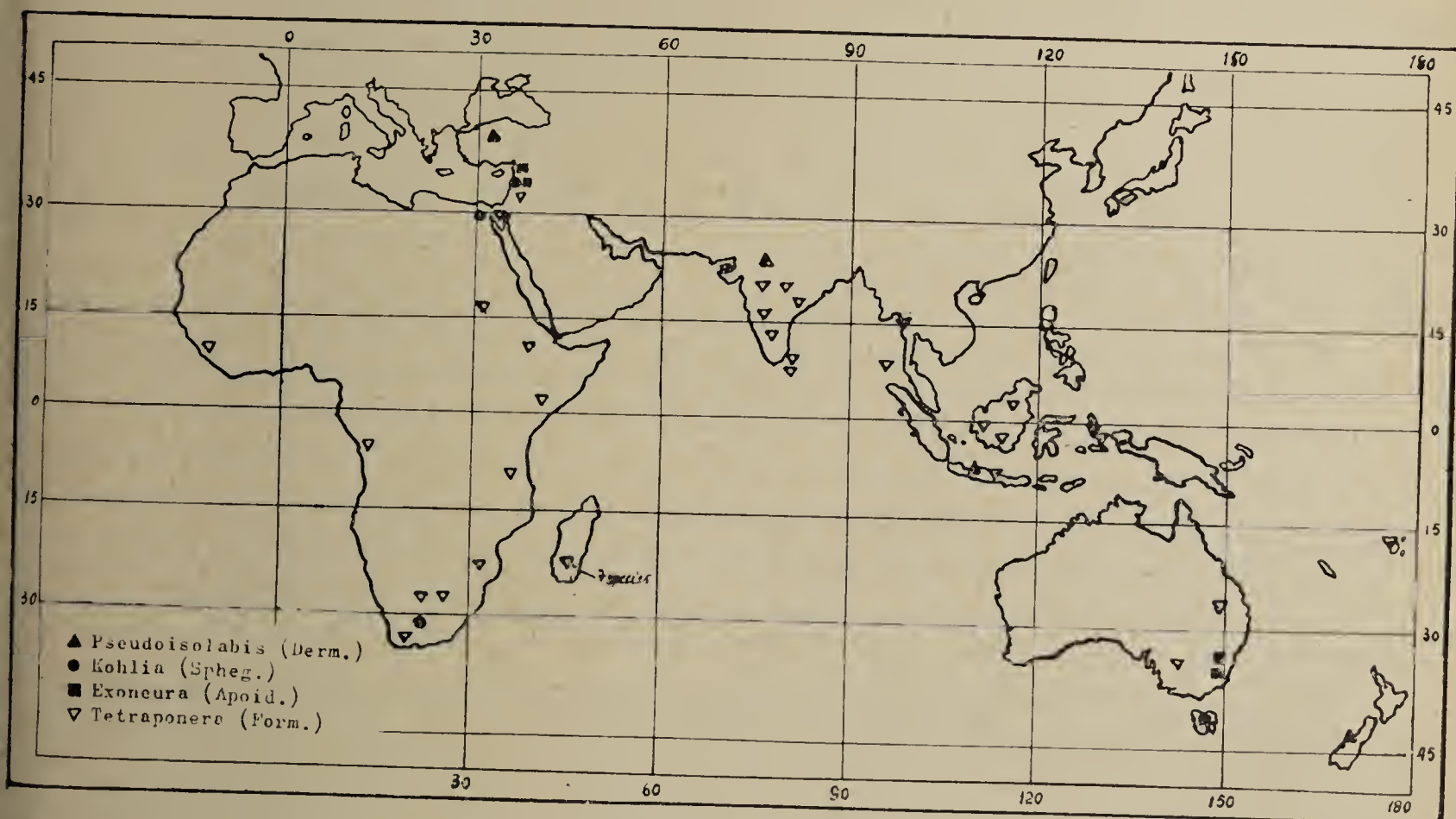


Fig. 3.

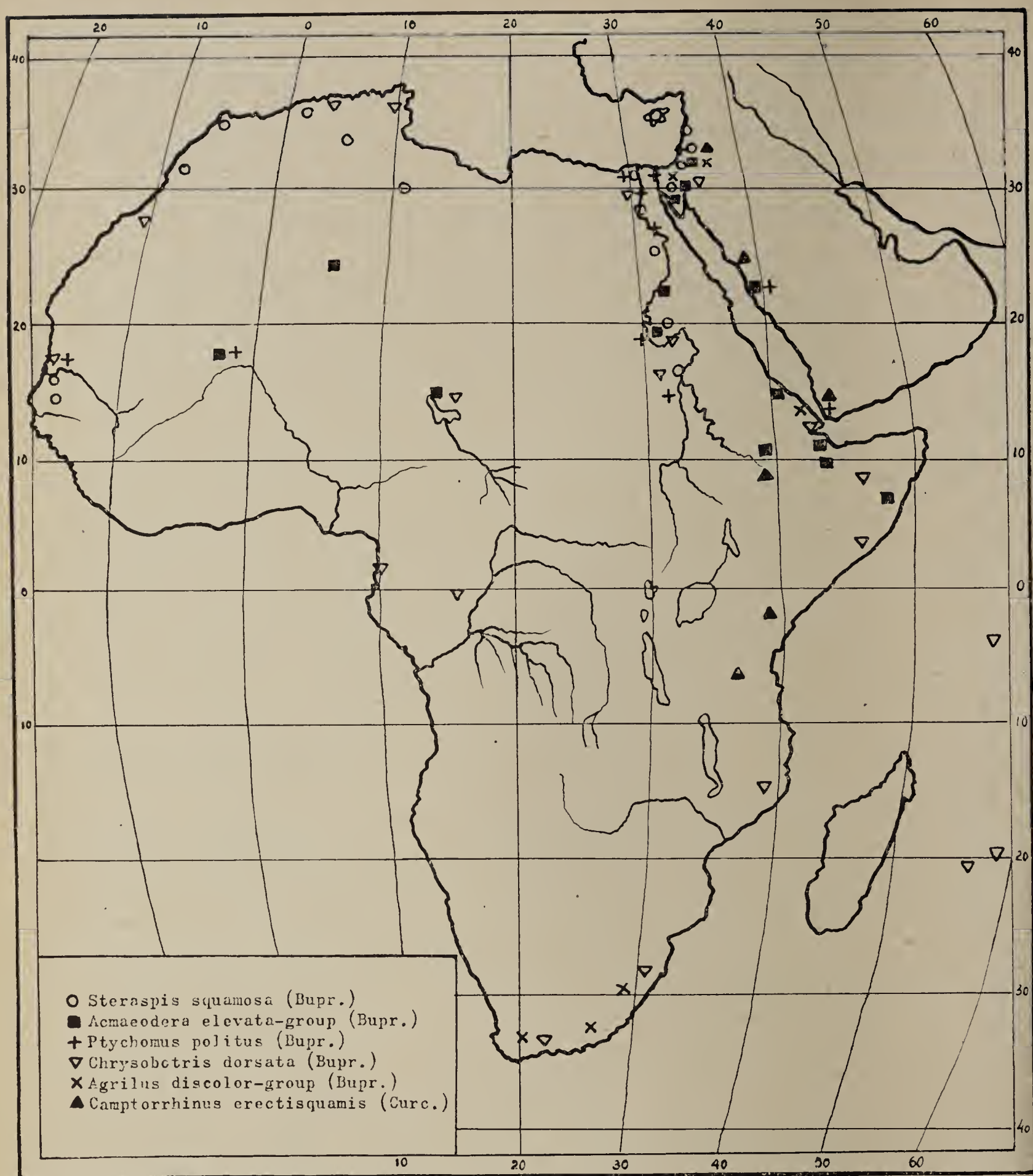


Fig. 4.

proceed with different velocity, most of the Ethiopian elements in the Israel fauna are of Pleistocene or Postpleistocene age. The distribution of a number of species are pictured in Figs. 1, 4 and a more comprehensive list containing some 50 species may be found in Bytinski-Salz (1957).

An interesting fact should be mentioned in this connection: In a large part of species of Ethiopian origin occurring in Israel, the geographical distribution excludes Lower and Middle Egypt. These species may be found in Arabia and perhaps the Sudanian border (Gebel Elba) area or only from Ethiopia southwards. The distribution of 3 species is shown in Fig. 3, 4 (*Agrilus*, *Camptorrhinus*, *Tetraponera*). Other

examples among Coleoptera are f. e. *Calopertha truncatula*, *Cylindroides albocinctus*, *Aorus anthracinus*, among Lepidoptera; *Polytela cliens*, *Plusia transfixa*, *Meharia semilactea* (Cossidae!) a. o. As I have already pointed out (1953) about 50% of the Ethiopian species associated with *Acacia* are not recorded from Egypt (as also not the *Acacia* species themselves). The explanation is that up to the late Pleistocene, the way from the Ethiopian highlands to Lower Egypt was barred by a system of inland lakes which covered most of the Soudanian plain (Ball 1939) while the way through the Arabo-Nubian plateau to S. Israel was continuous, probably since early tertiary times; the Red Sea graben, which later broke down cannot be considered an effective barrier to insect migration. As many Ethiopian species found in Lower Egypt and the West Coast of Sinai have not yet reached the Southern border of Israel, it is likely that the time was not long enough for their migration from Ethiopia along the Nile valley and than Eastwards along the Mediterranean border into Israel, a way which in its West-East direction, has been established for a long time for the immigration of Western Eremian elements.

ZOOGEOGRAPHY OF PACIFIC COLEOPTERA

J. LINSLEY GRESSITT

The distribution of Coleoptera on the Pacific islands does not follow a uniform pattern. There are differences in degree of representation and in distribution patterns among the different families. Also, there are great contrasts in the faunal make-up of various island groups. These circumstances seem to reflect different degrees of vagility (dispersal ability) on the part of members of different families of beetles, as well as different dispersal routes, to some extent, in terms of varying geography during periods of evolution and spread of different taxonomic groups.

There is clear evidence in the Coleoptera that isolation of many archipelagoes has been much as it appears today, in terms of the effective period of populating of the islands. The absence from many islands of certain major families of beetles speaks for continuous extreme isolation, and an inequality of vagility among different families.

The Hawaiian fauna includes only 19 families of beetles with native species (Zimmerman, 1948). The many other families, including large families with 20,000 or more world species such as the Chrysomelidae and Scarabaeidae (s. lat.), and major ones such as Cicindelidae, Cleridae, Buprestidae, Cantharidae, Lycidae, Bruchidae, Lagriidae, Meloidae, Tenebrionidae and others, are totally absent, or represented only by species recently introduced by man. The same groups, or most of them, are lacking from other greatly isolated islands, such as the Marquesas, Society Is., Mangarevan Is., subantarctic islands, and others.

The islands to the southwestward from the mid-Pacific, towards SE Asia and New Guinea, are progressively more harmonic in fauna, with more families, subfamilies and genera represented (Gressitt, 1956 a). The conspicuous faunal disharmony on the more isolated islands suggests that families with the following characteristics are not often successful in colonizing islands isolated by great ocean distances, even over a time period of well over 1,000,000 years:

1. Large body size: beetles not easily transported by air currents. A few exceptions, possibly transported in floating logs in sea currents (Prioninae, Lucanidae).
2. Complicated biology, involving specialized host requirements (Cleridae, Paussidae, Meloidae).
3. Larval stages in soil, requiring protection from desiccation (Cicindelidae, Scarabaeidae).
4. Dependency on constant food supply of particular living plant tissues (Chrysomelidae).
5. Parasitic and predatory, with limited host range.

Those which are more successful in colonizing isolated islands include the following:

1. Small insects of low specific gravity.
2. Those inhabiting plant debris.
3. Leaf-miners.
4. Borers in dead twigs and branches.
5. Strong fliers (perhaps none in Coleoptera).
6. Species with nocturnal adults (evident in Cerambycidae, but correlates with item 4; see Gressitt, 1956 b).

The family best represented on oceanic islands is the Curculionidae (Zimmerman, 1942). It is found on perhaps every vegetated island. On the more isolated islands, it is often represented by minute cryptorrhynchines and cossonines in particular, many of which occur in dead twigs, ferns, and similar environments. Other families of wide representation are the Cerambycidae, Carabidae and Staphylinidae, which are found in all major island groups. Again, the Anobiidae, Ciidae, Colydiidae and Cucujidae are rather well distributed, even on isolated island groups.

There is considerable similarity of composition of fauna between Micronesia, Samoa and the New Hebrides, in spite of different position and degree of proximity, in relation to continental areas. This suggests a general similarity of types of insects transported in air currents to oceanic islands, as well as involvement of many of the same genera, from presumably the same general sources. It also seems to suggest similar age of the islands. The Indo-Malayan to Papuan areas are felt to have served as the main source for the fauna, with much lesser influence from the Australian and other regions.

Fiji represents a somewhat richer and slightly more harmonic fauna—suggesting greater age and stability of Fiji in relation to surrounding island groups, and in terms of geological history, particularly elevation and subsidence. The greater age, correlated with greater land area and ecological diversity, has meant both more chance for speciation to proceed, and more chance of successful establishments.

New Caledonia presents a somewhat different picture, with indications both of great age and considerable disharmony. In general, there is evidence of development of both precinctive species and genera in rather limited groups. This seems to suggest that relics of an early fauna, partly exterminated by geologic change, have evolved and become adapted to many niches that might have in part otherwise been taken by air-borne immigrants. The beetle picture seems to parallel that in plants where a number of relics have persisted of a former trans-Antarctic flora, extending, for some groups,

from New Guinea to southern South America, through New Caledonia and New Zealand, and in some cases also involving Australia. In some groups of beetles, like the Cerambycidae, the links between New Guinea, New Caledonia and New Zealand ("Inner Melanesian Arc"), are conspicuous, but the involvement of South America or Australia is not so evident. In other groups, such as the Chrysomelidae, there seems to be little indication of relationship to South America (Gressitt 1960; see Monrós, 1958, for an exception, however).

Britton (1949), in discussing New Zealand Carabidae, gives weight to a southern connection (Paleantarctic continent), but Ball (1956) has given a contradictory explanation, indicating that distribution of the Broscini cannot prove history of past land connections. Monrós (1958) proposed a Neantarctic Region to show relationship between New Guinea and southern South America in a group of Chrysomelidae, but such an arrangement ignores the great degree of faunal distinctness.

The New Guinea fauna (Gressitt 1958) is extremely rich and in some families appears to have a predominantly Oriental origin of its major genera, including, particularly, the apparently precinctive genera (Darlington 1952; Gressitt 1959). Australian elements are generally represented by species closely related to those in Australia, suggesting recent immigration and contact with a highly evolved, subharmonic fauna, providing lesser ecological opportunity.

Some genera of beetles appear to be distributed from the Seychelles or other islands in the western Indian Ocean, even including Madagascar, to various islands of Micronesia or Polynesia, often including New Guinea and/or Indonesian islands, but generally not continental Asia. This suggests relic distribution, with extinction on the continent through competition with more advanced forms (Gressitt 1956 a).

REFERENCES

- BALL, G. E. 1956. Notes on the genus *Zacotus* LeConte, 1869, and on the classification of the tribe Broscini (=Broscidae sensu Jeannel, 1941. Coleoptera, Carabidae). *Coleopt. Bull.* 10: 33—52, 18 figs. — BRITTON, E. B. 1949. The Carabidae (Coleoptera) of New Zealand. Part III. A revision of the tribe Broscini. *Roy. Soc. New Zealand, Trans.* 77: 533—581, 20 pls. — DARLINGTON, P. J. Jr. 1952. The carabid beetles of New Guinea. Part 2. The Agonini. *Mus. Comp. Zool., Bull.* 107 (3): 89—252, map, 4 pls. — GRESSITT, J. L. 1956 a. Some distribution patterns of Pacific Island faunae. *Syst. Zool.* 5 (1): 11—32, 47, 9 maps. — GRESSITT, J. L. 1956 b. Coleoptera: Cerambycidae. *Ins. of Micronesia (Bishop Mus.)* 17 (2): 61—183, 33 figs., map. — GRESSITT, J. L. 1958. New Guinea and insect distribution. *Tenth Int. Congr. Ent., Proc.* 1: 767—773. — GRESSITT, J. L. 1959. Longicorn beetles from New Guinea, I (Cerambycidae). *Pacific Ins.* 1 (1): 59—171, 50 figs. — GRESSITT J. L. 1960. Hispine beetles from New Caledonia (Chrysomelidae). *Pacific Ins.* 2 (2): 101—121, 4 figs. — MONRÓS, F. 1958. Consideraciones sobre la fauna del sur de Chile y revision de la tribus Stenomelini (Coleoptera, Chrysomelidae). *Acta Zool. Lilloana* 15: 143—153. — ZIMMERMAN, E. C. 1942. Distribution and origin of some eastern insects. *Amer. Naturalist* 76 (764): 280—307, 10 figs. ZIMMERMAN, E. C. 1948. Introduction. *Ins. of Hawaii* 1: 1—206, 52 figs.

ENDEMISM AND SPECIATION IN RELATION TO PLEISTOCENE CHANGES IN FLORIDA AND THE SOUTHEASTERN COASTAL PLAIN

THEODORE H. HUBBELL

Museum of Zoology, University of Michigan

The region comprising Florida and the adjoining parts of the coastal plain of the southeastern United States is notable for the amount of endemism and micro-speciation which its fauna exhibits. The extent of these phenomena is surprising in so small a region of low relief. Examples both of relicts, and of groups of closely allied allopatric species of apparently recent origin, confined to this region, could be cited in numerous orders and families of animals and some groups of plants. Only some of the arthropods are here considered, however, and in particular certain insects of the order Orthoptera.

The coastal plain, sloping from the foot of the Piedmont Plateau to the sea, is drained by numerous streams, the larger of which intersect its full breadth, and some of which serve as barriers between certain of the "micro-species" discussed below. The surface exhibits a series of terraces paralleling the coast, the innermost and highest dissected and ill-defined, the outer and lower ones flat, bounded inland by low scarps, floored by sand, and obviously marine in origin. The peninsula of Florida is distinguished from the rest of the coastal plain by its relative isolation, warmer climate, and certain biotic characteristics, including the presence of a southwardly increasing tropical element in both fauna and flora, and a greater number of relict groups and recently evolved endemics than on the coastal plain proper.

Over large areas a few major types of contrasting environments recur with monotonous regularity, owing largely to edaphic variations. The soils range from red and yellow clays to mucks, marls, and deep sands with excessive drainage. The uplands are covered with oak and pine, or, where fire has not been prevalent, with mesic broad-leaf forests, known in Florida as "hammocks". The flat lower terraces are occupied by pine "flatwoods" of various types, with cypress ponds, swamps, and pond pine thickets in the depressions. The rivers are generally bordered by marshes, swamps, or shrubby thickets on seepage slopes. Along and inland of the old shorelines are belts of fossil dunes that form the "sand hills," paralleling the coast, bordering many of the rivers, and running down the central part of the peninsula of Florida. Recent dunes extend along the present coast line in many places. On these deep sand soils occur xeric scrub oak and pine forests, or the extremely dry, "semi-desert" type of environment known as "sand scrub". These various habitats form a complicated patchwork pattern, especially in Florida, where the sand hills and scrub constitute a kind of dry-land "archipelago" of large and small "islands" surrounded by other types of environment.

As previously noted, the endemics found in this region fall into two classes—the relicts, forms which once had a much wider distribution but which have died out elsewhere; and the new evolutionary products which have never spread outside the area. It is not always easy to decide to which category a given instance belongs, and, furthermore, the categories themselves are not wholly exclusive, since many of the stocks which have undergone recent localized speciation are evidently relict in origin.

Until very recently it was hard to account for the presence in Florida of numerous relicts, some apparently of great antiquity, in the face of the geologists' dictum that the entire peninsula had been submerged in early or middle Pleistocene time. The zoogeographic evidence called for the long existence (with recurrent isolation) of a land mass in northern Florida. In the last few years, however, the geologists have concluded that the highest Pleistocene terraces on the coastal plain were probably of fluvial and sub-aerial origin, thus permitting the existence of islands in the peninsula during the submergences of the Pleistocene epoch. Even more important is the discovery of good geologic evidence that a rather large land mass has been in continuous existence in northern Florida since the Middle Miocene (Vernon, 1951). Studies of the vertebrate fossils from numerous deposits in northern and central Florida strongly suggest that there has been continuous evolution influenced by recurrent

isolation in this region from Miocene to recent time (Goin, 1958). Here is a rare and welcome exception to the rule that when zoogeographers disagree with geologists they are invariably wrong.

The endemic relicts in the Floridian fauna are evidently of very different ages. Most recent are the disjunct and scarcely differentiated populations of northern species that reached Florida during the Wisconsin glacial epoch and that have survived in favorable sites. Such, for example, is the nominal race *apalachicola* of the wingless gryllacridid *Ceuthophilus gracilipes*, isolated in the deep, cool ravines east of the Apalachicola River. Others, though older than this, are still probably attributable to entry during the early Pleistocene, since they are only subspecifically or specifically distinct from their congeners in distant regions. One example is the arenicolous desert cockroach *Arenivaga floridensis*, a member of a genus in which the females are always apterous and which, except for this species, is confined to the arid southwest and Mexico, extending no farther east than central Texas. Another is the small mantid *Mantoida maya*, described from Yucatan and a member of a Central American genus. Both of these species exist today in the scrub and sand hills of central Florida, and the ancestors of both, along with other xerophilous western and Mexican forms, probably reached the state during one of the earlier interglacials. *Tettigidea empedonepia*, a flightless grouse locust confined to the Apalachicola ravines and related to Central American species, is also probably a member of this assemblage.

Still earlier immigrants into the Florida land mass from the west appear to have been the ancestors of the acridid genera *Radinotatum*, *Clinocephalus*, *Paroxya*, *Eotettix*, *Gymnoscirtetes*, and *Aptenopedes*. Although some of these now range far north on the coastal plain, the last three are confined to Florida and adjacent areas, and it seems highly probable that all of them differentiated into distinct generic stocks from relict populations isolated in the southeast, probably as long ago as the Pliocene or even earlier. The same may be said of the wingless, blind pholobiont gryllacridid *Typhloceuthophilus*, confined to central Florida and having its nearest relatives in western Texas and New Mexico. Whether the tettigoniid genera *Inscudderia*, *Odontoxiphidium*, *Belocephalus* and *Lea* belong to this group of ancient invaders from the west is uncertain, but not unlikely.

Lest this hypothesis of long-distance migration of southwestern and Mexican stocks into the Florida land mass seem merely speculative, one item of fossil evidence can be cited to show that such movements of Orthoptera did actually occur. In the Pamlico sands of late Pleistocene age, at Vero, Florida, numerous well-preserved specimens of tetrigid locusts have recently been found. As I have reported (Hubbell in Young, 1959), most of them belong to the species *Paratettix rugosus*, today abundant in, but restricted to, Florida and southern Georgia. A number, however, are assignable without question to *Paratettix toltecus*, a Mexican species which now occurs no closer to Florida than southern coastal Texas, but which is, on morphological evidence, the presumptive ancestor of *rugosus*. From this one may deduce that at some early date, probably pre-Pleistocene or early Pleistocene, ancestral *toltecus* spread east into Florida; that its descendants, isolated in that region, evolved into *rugosus*; and that during the late Pleistocene *toltecus* again reached Florida and there lived for a time with its offspring *rugosus* before dying out in that region.

One more relict orthopteran of the southeastern coastal plain deserves mention because of its probable extreme antiquity. This is the green, pine-inhabiting *Hubbellia marginifera*, now known to range from southeastern Alabama to North Carolina. It has no close allies in the New World, but is distantly related to *Tettigonia* of southern Europe and to *Psalmatophanes* of the Canary Islands. Such a distribution is characteristic of very old groups, and *Hubbellia*, along with the decticine genus *Atlanticus*, is

probably a Cretaceous relict. It is interesting that whereas *Atlanticus* has a number of species in the eastern United States and in eastern Asia, *Hubbellia* has only the single one, confined to the southeastern coastal plain. Whether this means that it survived in the Florida refugium through the Pleistocene and has only recently spread to other parts of the coastal plain can only be surmised.

Turning now to the phenomena of micro-speciation and parochial allopatry that are so unique a feature of the region, we may note first of all that they occur only in certain groups, and that these groups share certain characteristics. We do not find such patterns among large animals; among animals with good means of dispersal, or among those with wide ecological tolerance. On the contrary, as one would expect, it is those forms which, for one reason or another, are easily penned in by minor barriers that have undergone such speciation. They are generally small but not minute, flightless or at least sedentary if they are terrestrial and weak swimmers if they are aquatic; they are not normally subject to passive or accidental dispersal; and they are usually quite restricted in habitat. Not infrequently they are burrowers, or troglodytes, or pholobionts. No matter what the group of animals, whenever we encounter forms with such characteristics in this region they may be expected to show some or all of the following phenomena: (1) differentiation into morphologically distinct, non-intergrading populations that occupy adjoining and often very small territories separated by what appear to be trivial barriers; (2) the frequent absence from ecologically suitable areas enclosed by minor barriers of any member of a given group of such related forms; (3) a tendency to conform in some degree to the same distribution patterns exhibited by other unrelated groups of similar ecological requirements. Although the variations on the theme are many, and no two groups exactly duplicate a distribution pattern, the general result is the same in all—specific or subspecific differentiation with geographical replacement on a micro-scale, in a small region of essentially uniform climate, low relief, and edaphically controlled, contrasted, but repetitious habitats. At first sight one might suppose that the susceptibility of such forms to isolation by minor ecological barriers could in itself account for the existence of the situation described; but we do not find any such micro-speciation among animals of similar characteristics in well-studied parts of the interior of the continent. I know of nothing quite comparable elsewhere on a continuous and uniform lowland surface, although the situation is reminiscent of the speciation so characteristic of mountains and archipelagos.

Two general patterns may be seen: that which is characteristic of the xerophile groups, and that found among the forms that live in wetter situations. For the first, swamps, wet flatwoods, and the larger rivers are the barriers that separate species; for the second, belts of dry upland, sand hills, and scrub, and again some of the larger rivers, often the same ones that separate species of the xerophile groups. Among the xerophiles may be mentioned several groups of acridids belonging to the large genus *Melanoplus* and to the endemic genus *Aptenopedes* (Hubbell, 1932; Hebard, 1936), certain scarab beetles that make deep burrows in sandy soils (Hubbell, 1954), some of the spiders of the genus *Geolycosa*, and the scrub-inhabiting *Schistocerca ceratiola* (Hubbell and Walker, 1928). Among the hygrophiles may be mentioned the *furcatus* group of the acridid genus *Melanoplus* and the crayfishes of the genus *Procambarus* (Hobbs, 1958).

In the light of preponderant evidence that Florida and the adjoining coastal plain were several times widely but not completely submerged during certain stages of the Pleistocene, and that between these submergences the peninsula was even more extensively exposed than it is today, the following hypothesis to account for the micro-speciation seen in this area seems reasonable. During the episodes of submergence

and insular isolation the ancestral species became divided into small breeding populations that underwent rapid evolutionary change. During the times of emergence some of these differentiated populations merged to form clinal or patchwork patterns of intergradation such as are seen in *Belocephalus subapterus* and in *Aptenopedes aptera* and *A. sphenarioides*. Others, however, including those which now constitute the allopatric micro-species, met along minor barriers (for example the rivers and swamps which were previously channels between islands) that perpetuated the original inter-island barriers; the two populations lined up along them like opposing armies on either side of a frontier. The barriers were often sufficiently effective so that the occasional transfer of individuals across them, if it occurred, and if reproductive isolation had not developed, resulted in no more than a slight amount of introgression. It appears, on morphological evidence only, that most of the species are so strongly differentiated that reproductive isolation may well exist; but this needs to be tested by experiment. Certainly these micro-species are as distinct morphologically as the majority of those described by modern entomological systematists.

REFERENCES IN LITERATURE

- GOIN, J. C. 1958. Comments upon the origin of the herpetofauna of Florida. Quart. Jour. Florida Acad. Sci., 21: 61—70. — HOBBS, H. H., Jr. 1958. The evolutionary history of the Pictus Group of the crayfish genus *Procambarus* (Decapoda, Astacidae). Quart. Jour. Florida Acad. Sci., 21: 71—91, ill. — HEBARD, M. 1936. A revision of the genus *Aptenopedes*. Trans. Amer. Ent. Soc., 62: 190—222, ill. — HUBBELL, T. H. 1932. A revision of the Puer Group of the North American genus *Melanoplus*. Misc. Pub. Univ. Michigan Mus. Zool., 23: 64 pp., ill. — HUBBELL, T. H. 1954. (In Olson, Hubbell, and Howden.) The burrowing beetles of the genus *Mycotrupes*. Part II. Relationships and distribution. Misc. Pub. Univ. Michigan Mus. Zool., 48: 39—51, ill. — HUBBELL, T. H., and F. W. WALKER. 1928. A new shrub-inhabiting species of *Schistocerca* from central Florida. Occ. Pap. Univ. Michigan Mus. Zool., 197: 10 pp., ill. — VERNON, R. O., 1951. Geology of Citrus and Levy Counties, Florida. Bull. Florida Geol. Surv., 33: 256 pp., ill. — YOUNG, F. N. 1959. Fossil beetles from the Vero Pleistocene. Coleopt. Bull., 13: 103—106.

DIE SALZ- UND PSEUDOSALZKÄFER DER KÜSTENZONE VON ESTLAND

HARALD HABERMAN

Institut für Zoologie und Botanik der Akademie der Wissenschaften, Tartu, Estnische SSR.

Estlands Küstenzone ist vorwiegend flach, mit Strandwiesen und mit Sand-, Lehm- oder Schotter- und Geröllböden. Die steilen Kalkfelsküsten findet man im Norden und auf der Insel Saaremaa.

In der Käferfauna der Zone sind 1146 Arten festgestellt. Die Individuenzahl übersteigt durchschnittlich die Artenzahl 3,6fach. Die Festlandküste ist produktiver als die Inselküste, die Nordküste produktiver als die Westküste. Am produktivsten ist die Sandküste, am ärmsten die Geröllküste. Von den 39 massenhaft vorkommenden Arten entwickeln die stärksten Populationen die Bodenbewohner *Bembidion saxatile* Gyll., *B. bipunctatum* L. und *Stenus incrasatus* Er., von den im Meeresauswurf lebenden — *Cercyon litoralis* Gyll., *Dyschirius globosus* Hbst., *Omalium riparium* Thoms. und *Falagria sulcata* Payk. Von der Gesamtzahl der Arten umfaßt das marine Element nur 20%.

Im Bassin der Ostsee weisen 145 Küstenarten eine beschränkte Verbreitung auf. Ihr Vorkommen nach den Standorten zeigt Tabelle I.

Tabelle I

Anzahl der Käferarten mit beschränkter Verbreitung

Standorte	Gesamt- zahl der Arten	d a v o n						
		halo- biont	halo- phil	boreo- montan	boreo- alpin	mit inten- siver An- passung	An der Ver- breitungsgrenze	
							N	S
Sandküste.....	37	1	9	1	3	3	4	1
Meeresauswurf.....	31	9	2	1	—	1	6	—
Strandgewässer.....	20	5	1	—	1	4	5	1
Flachküste.....	16	—	—	2	—	2	3	1
Strandwiesen.....	16	1	1	—	—	—	7	—
Lehmküste.....	13	1	1	—	—	1	5	—
Kalkstein und Geröll.	12	—	2	4	1	—	2	—
Insgesamt.....	145	17	16	8	5	11	32	3
In % der Gesamtzahl.	100	11,7	11,0	5,5	3,5	7,6	22,1	2,1

Bei der Erforschung der Salzgebundenheit der Küstenkäfer wurde das Areal als ein wichtiger Charakterzug der Art zum Ausgangspunkt gewählt. Das Areal spiegelt die äußerlichen Milieueinwirkungen sowie auch die inneren Einwirkungen der Biozönose auf die Population der Art wider. Diese Tatsache ist uns beim Charakterisieren der Anpassungen sowie des Entwicklungsverlaufs der Art behilflich. Im Beobachtungsgebiet korrespondierend beschränkte Areale deuten auf das Wirken der lokalen Auswahl, deren Einfluß auf die Populationen an der Verbreitungsgrenze am stärksten ist (Ford 1958).

Die Verbreitung der Halobionten (Abb. 1) ist auf den Archipelen konzentriert und im Finnischen und Botnischen Meerbusen reduziert. An der Südwestküste kommen die Halobionten auch an den Binnensalzstellen vor. Die Verbreitung der Brackwasserarten *Laccobius decorus* Gyll. und *Haemonia mutica* F. findet im östlichen Teil des Meeres ihre Grenze. Die der Nord- und Ostsee gemeinsamen Arten sowie diejenigen mit amphiatlantischer Verbreitung, betonen die atlantische Herkunft der Halobionten.

In der Küstenzone von Estland besiedeln die 17 Halobionten hauptsächlich nur die Inseln und die Nordwestküste. Die östliche Verbreitungsgrenze befindet sich im Gebiete Lahemaa. Acht Arten haben europäische, sechs transkaspisch-europäische, drei amphiatlantische Verbreitung. 9 Arten leben im Meeresauswurf, 5 in den Küstengewässern, 2 sind grabende Formen und 1 ist phytophag.

Von den 16 Halophilen sind 10 Arten auch am Binnengewässer festgestellt. Ihre Verbreitungstypen werden von verschiedenen Autoren (Lengerken 1929, Larsen 1936, 1952, Horion 1941, 1949, 1951, 1953, Backlund 1945, Lindroth 1945) verschieden interpretiert. Außer der Salzgebundenheit betont man noch die Abhängigkeit von den edaphischen, klimatischen, historischen usw. Faktoren. Backlund (l. c.) benutzt diesen Begriff nicht, Lindberg (1937, 1948) entwickelt aber ein besonders eingehendes System der halophilen Arten.

Eine flüchtige Analyse der Verbreitungstypen und Anpassungen der 145 Küstenarten ermöglicht auch eine zusätzliche Beleuchtung der Frage der Halophilie.

An der Sandküste weisen 84% von den Arten eine südliche Verbreitung auf. Europäisch sind 20 Arten. transkaspisch-europäisch 4, eurosibirisch 3, transpalearktisch 3, boreotropisch 1 Art. Nördlicher Herkunft sind 6 Arten. Nur 4 Arten mit beträchtlichen Arealen — *Anthicus flavipes* Panz., *Dyschirius obscurus* Gyll., *D. thoracicus* Rossi, *Cicindela maritima* L. — entwickeln stärkere Populationen, die auch am weitesten nach Norden reichen. Eine intensive Anpassung kann man bei den Arten *Amara quenseli* v. *silvicola* Zimm., *Bembidion andreae* ssp. *polonicum* Müll. und *Anthicus axillaris* Schm. vermuten.



Abb. 1. Die Verbreitungstypen einiger Küstenkäferarten im Bassin der Ostsee

Von Arten des Meeresauswurfes sind nur zwei nördlicher Herkunft. Europäisch sind 18 Arten, amphiatlantisch 6, eurosibirisch 4, transpalaearktisch 3. 7 Arten — *Cercyon litoralis* Gyll., *C. depressus* Steph., *Omalium riparium* Thoms., *Cafius xantholoma* Grav., *Atheta vestita* Grav., *Ptenidium punctatum* Gyll. und *Atheta zosterae* Thoms. entwickeln stärkere Populationen. Eine intensive Anpassung kann man bei der Art *Cantharis rufa* v. *liturata* Fall. vermuten.

Von Arten der Strandgewässer ist nur die boreoalpine Art *Deronectes griseostriatus* Deg. an der Südgrenze ihres Nordareals. Transkaspisch-europäisch sind 7 Arten, europäisch 6, eurosibirisch 2, eurasiatisch 3, und transpalaearktisch 1 Art. Stärkere Populationen bilden 4 Arten — *Haliphus confinis* Steph., *Ochthebius marinus* Payk., *Enochrus quadripunctatus* Hbst. und *Berosus spinosus* Stev. ine intensive Anpassung findet wahrscheinlich bei den Arten *Haliphus confinis* v. *pallens* Fovl., *Enochrus quadripunctatus* v. *fuscipennis* Thoms., *Deronectes depressus* v. *lutescens* Falk. und *Bidessus hamulatus* Gyll. statt.

Von Arten der Flachküste sind drei nördlicher Herkunft. Europäisch sind 6, transkaspisch-europäisch 2, eurosibirisch 2, eurasiatisch 1 und transpalaearktisch 2 Arten. Stärkere Populationen bilden *Agonum marginatum* L., *Hypnoidus dermestoides* Hbst. und *Dermestes atomarius* Er. Eine intensive Anpassung ist bei den Arten *Cantharis quadripunctata* v. *liturata* Fall. und *Dermestes atomarius* v. *helmi* Rtt. zu vermuten.

Alle Arten der Strandwiesen sind südlicher Herkunft. Europäisch sind 9, eurosibirisch 4, transpaläarktisch, holarktisch und boreotropisch je 1 Art. 11 Arten sind nur an den Westinseln und an der Westküste vertreten. Außer *Coccinella undecimpunctata* L. sind alle örtliche Raritäten.

Von Arten der Lehmküste sind 5 europäisch, 3 ostpalaearktisch, je 1 Art boreotropisch, holarktisch, transpalaearktisch und eurosibirisch. Stärkere Populationen entwickeln *Dyschirius lydersi* Wagn., *Bembidion varium* Ol. und *Paederus fuscipes* Curt. Eine intensive Anpassung kann bei *Dyschirius neresheimeri* Wagn. vermutet werden.

An Steil- und Geröllküsten sind südlicher Herkunft nur 4 Arten. An Steilküsten ist die boreoalpine *Nebria gyllenhali* Schönh. sowie die boreomontanen Arten *Bembidion bipunctatum* L., *Geodromicus plagiatus* F., *Cantharis violacea* Payk. und das eurosibirische *Bembidion saxatile* Gyll. zahlreich vertreten. *Atheta thinobioides* Kr. entwickelt stärkere Populationen auf dem Geröll der West- und Nordinseln.

Im ganzen sind von den betrachteten Arten 70% südlicher, 28% nördlicher Herkunft. Im Vergleich zum gesamten Artenbestand der Küstenzone wächst unter den Arten mit beschränkter Verbreitung der Anteil der Verbreitungstypen entgegengesetzt der Größe des Areals.

Tabelle II

Verbreitungstypen der Küstenkäfer (in % der Gesamtzahl aller Arten)

Verbreitungstyp	Alle Arten der Küstenzone	Arten mit beschränkter Verbreitung	Differenz
Holarktisch	14,9	4,1	—10,8
Transpaläarktisch	14,4	7,6	— 6,8
Eurasiatisch	11,4	6,1	— 5,3
Eurosibirisch	20,4	15,8	— 4,6
Amphiatlantisch	1,1	4,8	+ 3,7
Transkaspisch-europäisch	4,9	11,0	+ 6,1
Europäisch	28,9	48,2	+19,3

Die Anzahl der Arten im Bassin der Ostsee fällt von Südwesten nach Nordosten auf Rechnung des südlichen, in entgegengesetzter Richtung auf Kosten des nördlichen Elements. Von Westen nach Osten kann man vier Verbreitungsschranken unterscheiden: 1. Südschweden und der Beltarchipel; 2. Öland, Gotland, Saaremaa, Hiiumaa und das Gebiet Lahemaa; 3. Finnlands Südküste und der Ålandsche Archipel; 4. Ostrobotnia Australis an der Westküste Finnlands. Beim Überschreiten dieser Schranken wird die



Abb. 2. Die Verbreitung einiger Käferarten in der Küstenzone von Estland

Verbreitung der Arten nach Westen oder nach Osten auf eine immer engere Küstenzone eingeschränkt. Dabei sind die südlichen Arten im Binnenlande von Südschweden und der Südwestküste verbreitet, die nördlichen Arten in Fennoskandien.

Als Standorte bevorzugt das südliche Element Flachküsten, besonders zeichnen sich als Schollen intensiver Anpassung die Strandgewässer und Sandküsten aus. Das nördliche Element bevorzugt Steil- und Geröllküsten, die Halobionten — Meeresauswurf.

In Estland begrenzt sich die Verbreitung der europäischen und amphiatlantischen Elemente mit der jüngsten westlichen Küstenzone, die erst nach der *Litorina*-Periode aus dem Meere emporgestiegen ist. 80% der betrachteten Arten besitzen latente Populationen im Sinne Schwertfegers (1953/54), 20% entwickeln starke Populationen, darunter 9 Halobionten, 7 Petrophile und 4 Psammophile.

Das skizzierte Verbreitungsbild ist ein Ergebnis der nacheiszeitlichen Besiedlungsgeschichte des Ostseegebiets. Bei Eroberung des Neulandes waren am erfolgreichsten die weitverbreiteten eurytopen Uferarten, die die Hauptmasse der gegenwärtigen Fauna bilden. Ihre Einwanderung von Osten und Süden datiert sich seit der Finiglazialzeit. Während der arktischen Klimaperiode war die Verbreitung des borealen Elements besonders erfolgreich, welche sich während der xerothermen *Litorina*-Periode beträchtlich reduzierte. Das Eindringen des transkaspisch-europäischen Elements wird seit der *Yoldia*-Periode behauptet (Lindberg 1948), mit dem Optimum in der *Litorina*-Periode. Zu derselben Periode gehört auch das Vordringen des halobionten Elements, bei dem ein gewisser Rückzug während des Myameerstadiums zu bemerken ist. Als jüngstes tritt das europäische Element hervor.

Folglich sind die bei verschiedenen Faunalelementen korrespondierend beschränkten Areale im Ostseegebiet nicht soviel von der Halophilie der Arten, sondern von einer gemeinsamen Wirkung der historischen und existenzökologischen Faktoren bedingt, welche sich in einem den größeren Wasserbecken eigenen ökologischen Konservatismus äußert (Skadovsky 1937).

Wohl bedingt aber ein solcher Verbreitungstyp seinerseits bei gewissen Arten eine progressive halophile Anpassung. Dabei spielt aller Wahrscheinlichkeit nach eine nicht zu unterschätzende Rolle auch der biozönotische Faktor. In der Küstenzone mit schnell wechselndem Salinitätsregime fehlt die Konkurrenz der negativ stenohalinen Arten, da dieselben hier nicht lebensfähig sind. Man hat auch an Salzstellen das Fehlen der parasitierenden Schlupfwespen wie auch der Schimmelpilze konstatiert (Larsen 1936, 1952). Eine analoge halophile Anpassung ist auch bei verschiedenen Tierarten der Ostsee bekannt (Gessner 1957, Quentin 1960).

Die Küstenzone der Ostsee bildet eine eigenartige ökologische Rinne, in der eine beträchtliche Anzahl von Käferarten in kritischen Bedingungen lebt. Ihre pulsierenden Areale breiten sich aus oder schränken sich ein, gemäß dem historischen Wechsel der Existenzbedingungen. Die gegenwärtigen beschränkten Areale sind für den jungen baltischen Verbreitungstyp höchst kennzeichnend.

Verzeichnis der Käferarten mit beschränkter Verbreitung.

Schlüssel der Abkürzungen: ba = boreoalpin; bm = boreomontan; h = halobiont; n = an der nördlichen Verbreitungsgrenze; s = an der Südgrenze.

Cicindela maritima Dej.
Nebria livida L.
N. gyllenhali Schönh. ba (Abb. 1)
Dyschirius thoracicus Rossi.
D. obscurus Gyll. (Abb. 2)
D. neresheimeri Wagn. n
D. impunctipennis Daws.

D. salinus Schaum. h (Abb. 1)
D. lydersi Wagn.
D. septentrionum Munst. s
Bembidion bipunctatum L. bm (Abb. 2)
B. varium Ol.
B. andreae ssp. *polonicum* Müll. (Abb. 1)
B. saxatile Gyll.

- B. fumigatum* Dej. n
B. transparens Gebl.
B. minimum F.
Chlaenius nitidulus Schrnk. n
Harpalus griseus Panz. n
Amara tibialis Payk.
A. quenseli v. *silvicola* Zimm. ba
Agonum marginatum L.
A. ruficorne Germ.
Dromius longiceps Dej. n
D. nigriventris Thoms.
Microlestes minutulus Goeze
Haliphus confinis Steph.
H. immaculatus Gerh.
H. obliquus F.
Noterus clavicornis Deg.
Laccophilus variegatus Germ. n
Bidessus hamulatus Gyll. (Abb. 1)
Coelambus parallelogrammus Ahr. n
C. confluens F. n (Abb. 1)
Hydroporus notatus Strm.
Deronectes griseostriatus Deg. ba
Ochthebius marinus Payk.
Hydraena nigrita Germ. n
Cercyon litoralis Gyll. h
C. depressus Steph. h
Megasternum boletophagum Marsh.
Laccobius decorus Gyll. h (Abb. 1)
Enochrus melanocephalus Ol.
E. quadripunctatus Hbst.
E. bicolor F. h
Cymbiodyta marginella F.
Berosus spinosus Stev. h
B. signaticollis Charp. n
Pteroloma forsströmi Gyll. ba
Liodes ciliaris Schm.
L. furva Er.
Colenis immunda Sturm.
Corylophus cassidoides Marsh. (Abb. 2)
Ptenidium fuscicorne Er.
Pt. punctatum Gyll. h (Abb. 2)
Millidium minutissimum Ljungh.
Ptiliolum schwarzi Flach. n
Acrotrichis longicornis Mannh.
Omalium riparium Thoms. h (Abb. 2)
Geodromicus plagiatus F. bm
Trogophloeus elongatulus Er.
Aploderus caesus Er. n
Platystethus cornutus Grav.
Bledius tricornis Hbst.
B. diota Schdt. n
B. defensus Fauv.
B. arearius Payk.
B. tibialis Heer.
Stenus fossulatus Er.
S. kongsbergensis Munst. s
S. gerhardti Bck. bm
Paederus fuscipes Curt. (Abb. 2)
Lathrobium dilutum Er.
Xantholinus atratus Heer.
X. longiventris Heer.
Philonthus immundus Gyll. n
Ph. punctus Grav.
Cafius xantholoma Grav. h
Heterothops dissimilis Grav.
H. quadripunctulus Grav.
Quedius attenuatus Gyll.
Autalia puncticollis Sharp. ba
Gnypeta coerulea Sahlb. bm
Halobrecta flavipes Thoms. h
H. puncticeps Thoms. h
Atheta hygrotopora Kr.
A. thinobioides Kr. (Abb. 2)
A. debilicornis Er. n
A. obtusangula Joy.
A. marina Muls. n
A. vestita Grav. h
A. zosteriae Thoms.
A. cadaverina Bris.
A. autumnalis Er.
A. triangulum Kr. n
A. setigera Sharp.
Hygropora cunctans Er.
Aleochara grisea Kr. h
Abraeus globulus Creutz. n
Cantharis violacea Payk. bm
C. quadripunctata Müll.
C. rufa L.
Rhagonycha atra L. bm
Malthodes flavoguttatus Kies. bm
Paratinus femoralis Er.
Hypnoidus quadripustulatus F. n
H. dermestoides Hbst. bm
Heterocerus flexuosus Steph. h
Dermestes atomarius Er.
Meligethes exilis Sturm.
Nitidula carnaria Schall. n
Hypocoprus quadricollis Rtt.
Corticaria crenulata Gyll.
Corticarina latipennis Sahlb.
C. truncatella Mannh. n
Scymnus ater Kug. n
Hyperaspis reppensis Hbst.
Coccinella undecimpunctata L. (Abb. 2)
Platynaspis luteorubra Goeze
Nacerda rufiventris Scop.
Chrysanthia viridissima L.
Anthicus flavipes Panz. (Abb. 2)
A. axillaris Schm.
A. bimaculatus Ill.
A. sellatus Panz.
Platydemus violaceum F. n
Aphodius nitidulus F.
A. niger Panz.
A. lividus Ol.
Heptaulacus sus Hbst. n
H. villosus Gyll.
Psammobius sulcicollis Ill.
Diasticus vulneratus Sturm. n
Haemonia mutica F. h
Chrysomela haemoptera L.
Sphaeroderma testaceum F. n
Psylliodes marcida Ill. h
Hypocassida subferruginea Schrk. n
Cassida vibex L.
Apion brevirostre Hbst. n
A. sanguineum Deg. n
A. pisi F.
A. schönherri Boh. n
Tychius flavicollis Steph. n
Gronops lunatus F. n

LITERATURVERZEICHNIS

- BACKLUND E. O. 1945. Wrack Fauna of Sweden and Finland. Ecology and Chronology. — Opusc. Ent. Suppl. 5. Lund. — FORD E. B. 1958. Darwinism and the Study of Evolution in Natural Population. Journ. Linn. Soc. London (Zool.) 44, 295:41—48. — GESSNER F. 1957. Meer und Strand. Leipzig. — HORION A. 1941. Faunistik der deutschen Käfer I. Krefeld. — HORION A. 1949. Idem II. Frankfurt am Main. — HORION A. 1951. Verzeichnis der Käfer Mitteleuropas I, II. Stuttgart. — Horion A. 1953. Faunistik der Mitteleuropäischen Käfer III. München. — LARSEN E. B. 1936. Biologische Studien über die tunnelgrabenden Käfer auf Skallingen. — Vid. Medd. Dansk Nat. Hist. För. 1: 100—231. — LARSEN E. B. 1952. On subsocial Beetles from Salt-Marsh, their Care of Progeny and Adaptation to Salt and Tide. — Trans. IXth Intern. Congr. Entom. I: 502—506. — LEMBERGEN H. 1929. Die Salzkäfer der Nord- und Ostseeküste mit Berücksichtigung der angrenzenden Meere sowie des Mittelmeeres, des Schwarzen und des Kaspischen Meeres. Leipzig. — LINDBERG H. 1937. Ökologische Studien über die Coleopteren und Hemipterenfauna im Meere in der Pojo-Wiek und im Schärenarchipel von Ekenäs in Südfinnland. — Acta Soc. Fl. Fauna Fenn. 60: 516—572. — LINDBERG H. 1948. Zur Kenntnis der Insektenfauna im Brackwasser des Baltischen Meeres. — Soc. Scient. Fennica Comm. Biol. — LINDROTH C. H. 1945. Die fennoskandischen *Carabidae*. — Göteborgs Kungl. Vetensk. Vitterh. Samhälles Handlingar. Ser. B IV, 1—3. — QUENTIN D. St. 1960. Die Odonatenfauna Europas, ihre Zusammensetzung und Herkunft. — Zool. Jahrbücher 87, 4/5: 301—316. — SCHWERTFEGGER F. 1953/54. Grundsätzliches zur Populationsdynamik der Tiere, insbesondere der Insekten. — Allgem. Forst- und Jagdzeit. 125, 6: 200—209. — SKADOVSKY S. N. 1957. Voprosy fiziologii prisposobljaemosti vodnojj životnojj s toschki zrenija problemoj produktivnosti. (Russisch) Zool. Žurn. 16, 1: 7—13.

VERBREITUNGSGESCHICHTE DER PLECOPTEREN AUF DER SÜDHEMISPHERE

JOACHIM ILLIES, Deutschland

Plecopteren sind als Larven fast ausnahmslos Bewohner schnellfließender, sauerstoffreicher und kühler Gewässer; auch die Imagines — meist schlechte Flieger — entfernen sich nur wenig vom Gewässerrand. Als ökologische Spezialisten von geringer Ausbreitungsenergie, hohen Ansprüchen an die Konstanz der Milieubedingungen und dazu von hohem erdgeschichtlichen Alter, eignen sich diese Insekten hervorragend gut zu verbreitungsgeschichtlichen Untersuchungen. Dies zeigte sich bereits in einigen Arbeiten über die europäische Plecopterenfauna (Illies 1953, 1955). Nachdem in letzter Zeit durch vergleichend-morphologische Untersuchungen die Systematik der gesamten Ordnung revidiert worden ist (Ricker 1950; Illies 1960 a, 1961), sind nunmehr auch die Voraussetzungen dafür geschaffen, die Weltfauna der Plecopteren auf ihre Verbreitungsgeschichte hin zu analysieren.

Die Ordnung besteht aus 16 rezenten Familien, die sich auf drei Unterordnungen verteilen. Am primitivsten sind die Vertreter der Unterordnung *Archiperlaria*, von denen die Eustheniiden der Urform aller Plecopteren zweifellos morphologisch am nächsten stehen. Von den *Archiperlaria* haben im Verlaufe der Evolution zwei auch ökologisch deutlich getrennte Unterordnungen ihren Ursprung genommen und sich jeweils in mehreren Familien zu teilweise recht artenreichen Genera entfaltet. Es sind dies einmal die *Setipalpia* (5 Familien), als Larven räuberische, als Imagines mit deutlicher Tendenz zur Reduktion der Mundwerkzeuge und Einstellung der Nahrungsaufnahme gekennzeichnete Insekten von zum Teil beträchtlicher Körpergröße. Auf der anderen Seite sind es die *Filipalpier* (9 Familien), Arten von geringer Körpergröße, die im Larvenstadium und in beschränktem Umfang auch als Imagines von Detritus und Vegetabilien leben.

Betrachten wir die rezente Verbreitung der einzelnen Familien, so ergibt sich für fast jede von ihnen eine auffallend scharfe Begrenzung auf eine Areal außerhalb der Wendekreise. Hierbei verwundert weniger, daß diese meist kalt stenothermen Tiere den Tropengürtel meiden und auf die gemäßigten Breiten beschränkt sind, als vielmehr die Tatsache, daß die bei Insektenfamilien ähnlicher ökologischer Ansprüche sonst übliche bipolare Verbreitung fast ganz fehlt und statt dessen — von den noch zu besprechenden Ausnahmen abgesehen — stets nur eine der beiden Erdhemisphären besiedelt wird. Die *Archiperlaria* (*Eustheniidae* und *Diamphipnoidae*) sowie die vier primitivsten Filipalpier-Familien (*Penturoperlidae*, *Senzillidae*, *Austroperlidae* und *Gripopterygidae*) finden sich nur auf der Südhemisphäre (genauer: in Australien und Südamerika) — die Setipalpier und restlichen Filipalpierfamilien dagegen nur auf der nördlichen Erdhälfte. Ausnahme von diesem Prinzip macht in jeder der beiden Unterordnungen eine Familie: die Setipalpierfamilie *Perlidae* hat ihr Hauptverbreitungsgebiet zwar in den gemäßigten Breiten der Alten Welt, dringt aber mit einigen Gattungen auch in die tropischen Bezirke der Orientalis vor, mit einer Gattung und Art durch ganz Afrika und ist in der Unterfamilie *Acroneuriinae* im gesamten tropischen und gemäßigten Bereich der Neotropis vertreten. Die andere Ausnahme macht die Filipalpier-Familie der *Capniidae*: in der Unterfamilie *Capniinae* ist sie zwar wie die übrigen höheren Filipalpier auf die gemäßigten nördlichen Breiten der Holarktis beschränkt, die Unterfamilie der *Notonemourinae* aber tritt ausschließlich in südlichen gemäßigten Breiten auf, und zwar nicht nur in Australien nebst Nachbarinseln und in Südamerika, sondern auch in Südafrika und Madagaskar.

Wenn wir also den Stammbaum der Plecopteren im Hinblick auf die rezente Verbreitung der einzelnen Familien verfolgen, so befinden wir uns an seiner Wurzel auf der Südhalbkugel, werden dann auf die Nordhalbkugel geführt und gelangen an der Spitze der beiden großen Unterordnungen jeweils zu einer Familie, die uns von dort wieder zurück auf die Südhalbkugel weist. Es liegt nahe, anzunehmen, daß sich im gleichen Sinne tatsächlich die Evolution und Verbreitungsgeschichte der Plecopteren vollzogen hat. Für die Unterordnung *Setipalpia* (und *Archiperlaria*) — in der Reihenfolge *Eustheniidae* — *Diamphipnoidae* — *Pteronarcidae* — *Perlidae*, habe ich diese Verbreitungsgeschichte und Evolution bereits an anderem Orte (Illies 1960 a) geschildert. Ich beschränke mich daher im folgenden weitgehend auf die Unterordnung Filipalpier.

Phylogenetisch schließen die Filipalpier ebenso wie die Setipalpier an die Archiperlarier an. Unsere gegenwärtige Kenntnis der Anatomie und Morphologie sowie der evolutiven Trends innerhalb der Ordnung läßt dabei die folgende phylogenetische Entwicklungsreihe am wahrscheinlichsten erscheinen: *Eustheniidae* — *Senzillidae* — *Gripopterygidae* — *Taeniopterygidae* (und *Leuctridae*, *Nemouridae*) — *Capniidae* (*Capniinae*) — *Capniidae* (*Notonemourinae*). Auch die Filipalpier liefern uns also eine phylogenetische Reihe, die in der Südhemisphäre beginnt, auf die Nordhemisphäre führt und schließlich von dort wieder zurück auf die Südhemisphäre.

In Abb. 1 ist diese Situation ausführlicher dargestellt. Die *Eustheniidae* sind in ihrer Verbreitung eine typische AS-Gruppe im Sinne von Hennig (1960), d. h. sie sind auf Australien (= A) und Südamerika (= S) beschränkt, also auf die Südkontinente exklusive Afrika! Mit einer solchen Verbreitung ist zwar, wie Hennig sehr zu Recht bemerkt, noch keineswegs bewiesen, daß diese Gruppe auch in diesem Gebiet entstanden sein müßte. Stellt man aber weiter fest (s. Illies 1960 b), daß die AS-Gruppe (hier Fam. *Eustheniidae*) aus mehreren nächstverwandten Schwestergruppen besteht, die ihrerseits ebenfalls AS-Gruppen sind (hier die Unterfamilien *Eustheniinae* und *Stenoperlinae*), „dann wird sich wohl schwerlich der Schluß vermeiden lassen, daß die

Entwicklung dieser Gruppen sich auf dem antarktischen Kontinent abgespielt hat“ (Hennig 1960). Damit steht zugleich ziemlich sicher fest, daß die gesamte Ordnung *Plecoptera* ihren Ursprung im antarktischen, südhemisphärischen Bereich genommen hat, in jenem Areal also, aus dem nicht nur das einzige paläozooische Fossil der Plecopteren stammt (die Eustheniide *Stenoperlidium permianum* — Tillyard 1935 — aus dem Australischen Perm), sondern in dem die Archiperlarier sowie die vier primitiven Filipalpierfamilien auch heute noch ausschließlich verbreitet sind (s. 1—5 in Abb. 1).

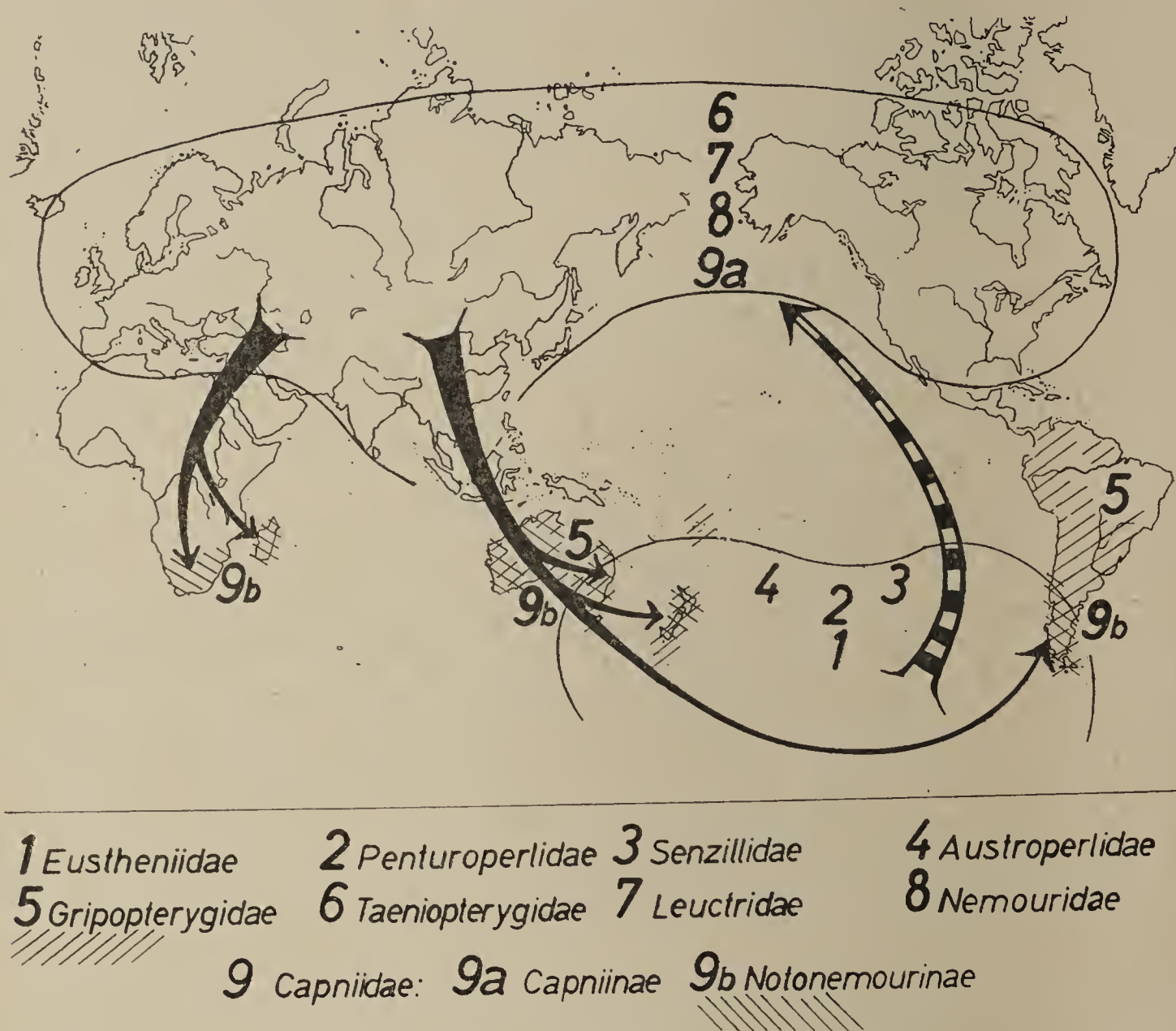


Abb. 1

Daß die einheitliche Besiedlung dieser Gebiete durch diese Familien schon in alte erdgeschichtliche Epochen zurückreicht, zeigen dabei deutlich besonders die Gripopterygiden (s. 5 in Abb. 1), welche über die Südspitzen die Kontinente Australien und Südamerika in allen geeigneten Gebirgslagen besiedelt haben und darüber hinaus neben Tasmanien und Neuseeland auch die Auckland- und die Fidji-Inseln (s. 5 in Abb. 1), also Gebiete, die schon verhältnismäßig früh von den Kontinentschollen gelöst wurden.

Die phylogenetisch jüngeren Glieder der Entwicklungsreihe in der Unterordnung *Filipalpia*, die Familien *Taeniopterygidae*, *Leuctridae*, *Nemouridae* finden sich in den gemäßigten Breiten der Nordhemisphäre (s. 6—9 a in Abb. 1). Die Forderung erscheint unabweislich, daß sie — bzw. ihre Vorfahren — im Verlauf der Evolution einmal von Süden kommend den Äquator überschritten haben und so in die geeigneten Biotope der Nordhemisphäre gelangten. Als Wanderweg für diese Transgression des Äquators müssen wir eine die beiden Hemisphären verbindende Landbrücke fordern, die

geeignete Biotope — d. h. schnellfließende Gebirgsbäche — in ihrer gesamten Ausdehnung, auch in den tropischen Breiten, aufwies. Diese Forderung verweist uns eindeutig in die Neue Welt, wo wir seit dem Tertiär die Gebirgskette der Kordillere als solchen, gegenwärtig nur in Mittelamerika unterbrochenen Wanderweg vorfinden und ähnliche Verbindungswege auch in früheren Epochen annehmen dürfen. In Abb. 1 ist diese den Äquator erstmals überschreitende Wanderbewegung der Plecopteren (primäre Transgression) durch einen schwarzweißen Pfeil dargestellt.

Über den Zeitpunkt dieser primären Transgression sind wir auf Vermutungen angewiesen. Immerhin können uns die spärlichen Fossilfunde dabei helfen. Als *Terminus post quem* non erweist sich das Jura, denn in seiner untersten Formation, dem Lias von Shurab/Persien (s. Martynov 1937), finden sich Flügelabdrücke echter Taeniopterygiden, die also bereits zu dieser Zeit auf der Nordhemisphäre existiert haben müssen. Andererseits weisen die reichen permischen Lagerstätten von Nordamerika und Rußland, aus denen man zahlreiche Blattoidea kennt (darunter auch die *Protoperlaria* Tillyards), zu einer Zeit, aus der in Neuseeland die erste *Eustheniidae* bekannt ist, keine echten Plecopteren auf, so daß auch der *Terminus ante quem* non für die Nordwanderung feststeht: sie muß daher im Perm oder Trias — Lias stattgefunden haben. Es liegt auch aus ökologischen Gründen nahe, die Epoche der permischen Vereisung als wahrscheinlichsten Zeitpunkt für diesen Vorgang anzusehen.

Daß sich die Nachkommen Taeniopterygiden-ähnlicher *Filipalpia*, denen nach unserer Vorstellung in der permischen Eiszeit der Sprung über den Äquator gelang, in den weiten holarktischen Räumen ungehindert ausbreiten und dabei zu neuen Familien und Gattungen entfalten konnten, ist leicht vorstellbar. Waren sie doch zusammen mit den gleichfalls einwandernden Pteronarciden-ähnlichen Setipalpiern (s. Illies 1960 a) als Plecopteren ein gänzlich neuer hier bisher unbekannter Lebensstyp, der in den holarktischen Fließgewässern sozusagen „leere Nischen“ antraf, in denen er sich konkurrenzlos entwickeln konnte. So ist es auch nicht erstaunlich, daß die Zahl der dabei entstandenen und rezent erhaltenen Familien, Gattungen und Arten auf der Nordhemisphäre bedeutend größer ist als auf der Südhemisphäre.

Bei dieser stürmischen Evolution des Bauplans *Plecoptera* auf der Nordhalbkugel muß es dann auch zur Entwicklung der beiden Gruppen gekommen sein, die uns als Ausnahmen in der Verbreitung bereits beschäftigten: einerseits bei den Perliden zur Entstehung einer ökologisch „tropenfesten“ Form, der in ganz Afrika verbreiteten *Neoperla spio* New. und der in den Tropengebieten der Neuen Welt dominierenden Unterfamilie der *Acroneuriinae*. Den Capniidae aber muß es gelungen sein, auch ohne dauerhafte Ausbildung tropenfester Formen auf die Südhemisphäre zu gelangen und sich hier in den gemäßigten Breiten sowohl des alten Ausgangsgebietes Südamerika und Australien als auch denen des bisher ganz plecopterenfreien Südafrikas auszuweiten.

Die sekundäre Transgression des Äquators in der Richtung von Nord nach Süd muß bei den erwähnten Plecopterenfamilien zu ganz verschiedenen Zeiten erfolgt sein, zu diesem Schluß zwingt uns die Interpretation ihrer rezenten Verbreitung. Die Perliden (s. Karte bei Illies 1960 a) haben zwar ganz Afrika und Südamerika, aber weder Australien noch gar die den Südkontinenten vorgelagerten Inseln erreicht. Die Notonemourinae dagegen sind in nahe verwandten Gattungen außer an den Südspitzen aller Südkontinente sowohl auf Madagaskar wie auf Neuseeland und Tasmanien vertreten (s. 9 b in Abb. 1). Der *Terminus post quem* non für die Besiedlung ihres jetzigen Verbreitungsareals muß daher für die *Notonemourinae* die geologische Epoche sein, in der Landverbindungen zwischen Madagaskar und Afrika sowohl wie

andererseits zwischen Australien und dem asiatischen Festland sowohl wie mit Neuseeland und Tasmanien noch bestanden, ebenso wie eine antarktische Wanderstraße von der Australis in die Neotropis. Diese Zeit muß — wie wir aus der Paläontologie der Säugetiere zur Genüge wissen — vor dem Tertiär liegen, vermutlich in der an paläogeologischen Ereignissen so reichen Zeit der ausgehenden Kreide bis Eozän. (Einwanderung der Marsupialier in Australien, der Edentaten in Südamerika). Erst im späten Tertiär — etwa in der sogenannten Felidenschicht Südamerikas, zur Zeit also, als die Raubkatzen von der Nearktis her die Neotropis besiedelten und sich hier auf dem ganzen Kontinent verbreiteten, ohne daß es zu wesentlichen Neuentwicklungen kam, dürften zusammen mit ihnen die Perliden (Ufam. *Acroneuriinae*) den Äquator überschritten und sich in Südamerika ausgebreitet haben. Spättertiär (oder Quartiär) ist auch die Einwanderung der *Neoperla* in Afrika.

Damit ergibt sich für uns zusammenfassend ein abgerundetes Bild von der Verbreitungsgeschichte der Plecopteren auf der Südhemisphäre, das zugleich das Bild der Entwicklung und Verbreitung der Plecopteren überhaupt ist: im Perm im antarktischen Bereich entstanden, sind sie in der permischen Eiszeit via Südamerika in die Holarktis gelangt, wobei die Klimabedingungen und geeignete Gebirgszüge längs der Wanderwege die erstmalige Überschreitung des Äquators begünstigt haben dürften. Die starke Entfaltung ihrer Nachkommen in der Nordhemisphäre läßt im Laufe der Erdgeschichte zweimal von dort eine südwärts gerichtete Wanderbewegung ausgehen, die den Äquator überwindet und zu den gemäßigt südlichen Breiten zurückführt. Die erste dieser Einwanderungswellen bringt etwa in der oberen Kreide die Vorfahren der jetzigen Notonemourinae in die Südhemisphäre. Sie breiten sich dort — vermutlich in einem durch Landverbindungen noch geschlossenen Verbreitungsgebiet — so weit aus, daß sie heute in endemischen Gattungen auf allen Südkontinent-Südspitzen und den den Kontinenten vorgelagerten Inseln vorkommen. Nach Auflösung dieser vortertiären Landverbindungen bringt eine zweite Einwanderungswelle etwa in der Zeit der Felidenschicht die *Acroneuriinae* nach Südamerika, gleichzeitig, oder noch später, gelingt von Zentralasien aus der tropenfesten Art *Neoperla spio* Newm. die Einwanderung und Besiedlung von ganz Afrika.

L I T E R A T U R

- HENNIG, W. (1960). Die Dipterenfauna von Neuseeland als systematisches und tiergeographisches Problem. — Beitr. z. Ent. 10, 221—329. — ILLIES, J. (1953). Beitrag zur Verbreitungsgeschichte der europäischen Plecopteren. — Arch. f. Hydrobiol. 48, 35—74. — ILLIES, J. (1955). Die Bedeutung der Plecopteren für die Verbreitungsgeschichte der Süßwasserorganismen. — Verh. Intern. V. Limnol. 12, 643—653. — ILLIES, J. (1960 a). Phylogenie und Verbreitungsgeschichte der Ordnung Plecoptera. — Zool. Anz. Suppl. 24, 384—394. — ILLIES, J. (1960 b). Archiperlaria, eine neue Unterordnung der Plecoptera. — Beitr. z. Ent. 10, 661—697. — ILLIES, J. (1961). Die Unterordnungen und Familien der Ordnung Plecoptera. — Verh. Intern. Kongr. Ent. 13, (im Druck). — MARTYNOV, A. W. (1937). Liassic Insects from Shurab and Kisyl-Kiya. — Trav. Inst. Paléontol. Leningrad 7, 1—231. — RICKER, W. E. (1950). Some evolutionary trends in Plecoptera. — Proc. Indiana Acad. Sci. 59, 197—209. — TILLYARD, R. J. (1935). Upper Permian Insects of New South Wales. — Linn. Soc. N. S. W. Proc. 60, 385—391.

EINIGE PROBLEME DER GEOGRAPHISCHEN VERBREITUNG DER MELOIDEN

Dr. ZOLTÁN KASZAB, Budapest

Die Koleopterenfamilie der Meloiden kommt in den gemäßigten Zonen und in den Tropen aller Weltteile vor. Die Verbreitung der einzelnen Unterfamilien und Gattungen ist jedoch bei weitem nicht einheitlich auf allen Kontinenten. Am reichsten ist die Meloidenfauna der Tropen und Subtropen, und je mehr wir uns der kalten Grenze der gemäßigten Zone nähern, desto rascher nimmt die Zahl der Meloidenarten ab. Diese Verarmung der Fauna ist auf den Wärmebedarf und die Ernährungsbiologie der Meloiden sowie auf ihren Entwicklungsgang zurückzuführen.

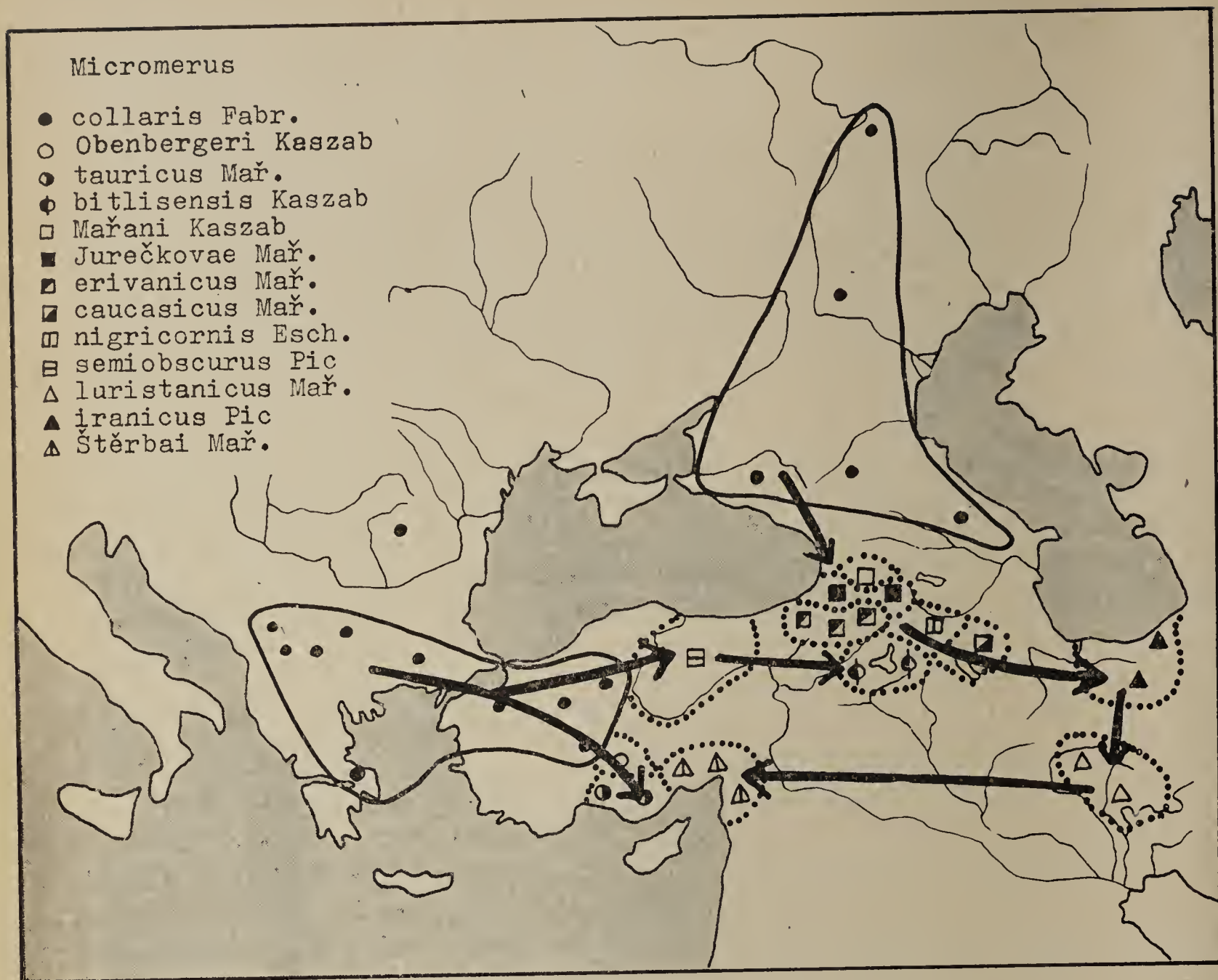
Die palaeontologischen Daten beweisen, daß im Miozän oder sogar schon im Oligozän eine der heutigen ähnliche Meloidenfauna bestand und bereits im mittleren Abschnitt der Tertiärzeit die Vertreter der heute lebenden Gattungen vorhanden waren. In der rezenten Verbreitung der Meloiden bedürfen vor allem jene Lücken einer Erklärung, welche in der Fauna Madagaskars und Australiens beobachtet werden können, ferner erheischt die Tatsache der Verarmung der orientalischen Meloidenfauna in den südlichen und südöstlichen Gebieten usw. eine Erklärung.

In Madagaskar sind im ganzen 9 Meloidenarten bekannt, welche 5 Gattungen angehören. Die hier lebenden Gattungen kommen alle in Afrika und in der orientalischen Region vor, systematisch stehen jedoch alle den afrikanischen näher. In der madegassischen Fauna fehlen mehrere Meloiden, welche einerseits wegen ihrer großen Artanzahl und andererseits als Endemiten für die rezente Meloidenfauna Afrikas sehr typisch sind. Die Lückenhaftigkeit der Fauna Madagaskars kann nur auf erdgeschichtlicher Grundlage erklärt werden. Die aus Madagaskar bekannten Gattungen konnten nur zu jener Zeit dorthin gelangen, als die Insel noch mit Afrika zusammenhing. Die in Madagaskar fehlenden afrikanischen Gattungen fehlen aus dem Grunde, weil sie entweder erst nach Südafrika gelangten, als der Zusammenhang zwischen Afrika und Madagaskar schon unterbrochen war, oder weil — insoferne diese Gattungen in Afrika bereits vorhanden waren — für sie in Madagaskar die ökologischen und ernährungsbiologischen Voraussetzungen nicht bestanden.

Zwischen Madagaskar und Afrika brach der Zusammenhang im Miozän ab. Hieraus folgt, daß die madegassischen Gattungen bereits vor dem Miozän in Afrika anwesend waren. Ein Großteil der in Madagaskar nicht vorkommenden Gattungen war zu jener Zeit in Afrika vermutlich noch nicht vorhanden.

Im Laufe der Untersuchung der auf Madagaskar fehlenden und in Afrika in sehr großer Artzahl vorhandenen Mylabrinen ergab es sich, daß die in Afrika gegenwärtig ihre Blütezeit erlebenden Mylabrinen eigentlich in Afrika nicht einheimisch, sondern asiatischen Ursprungs sind und sie Südafrika erst zu jener Zeit erreichen konnten, als der Festlandzusammenhang zwischen Madagaskar und Afrika bereits unterbrochen war. Dies läßt sich an der Progression der morphologischen Merkmale innerhalb der Gattung studieren. Auch im Falle der Mylabrinen fand die Regel Bestätigung, welche unter dem Namen der progressiven iterativen Entwicklung von Kolbe in die Literatur eingeführt wurde. Nach dieser Regel kommen die am stärksten differenzierten Formen in den Grenzgebieten der Verbreitungsrichtung vor. Danach kann aus der Richtung der progressiven Entwicklung und aus den rezenten Verbreitungsdaten auf die Urheimat, auf das Zentrum der Entstehung und die Richtung der Wanderung geschlossen werden.

Die Expansion der Mylabrinen-Fauna kann mit der großen Gebirgebildung in der Tertiärzeit in Verbindung gebracht werden. In dieser Zeit sind sie aus dem Ent-



stehungszentrum, Mittelasien, wo die primitivsten Formen auch gegenwärtig in der größten Zahl zu finden sind, nach Süden und Südwest gedrungen.

Die Verarmung der Fauna Australiens und der orientalischen Region kann aus den gegenwärtig obwaltenden Verhältnissen nicht erklärt werden. Hier traten jene Meloidengruppen in den Vordergrund, deren *Triungulinus*-Larven durch Phoresis zur Nahrungsquelle gelangen. Die Phylogenese und Verbreitung sowohl der Phoresis, wie der vagabunden *Triungulinus*-Formen, hängt mit der Verbreitung der Wirtstiere und deren ökologischen Verhältnissen zusammen. Die in den Eissäcken der Heuschrecken lebenden, primitiveren Vagabundus-Formen folgen den Heuschrecken, die höher entwickelten Phoresis-Formen den Bienenarten. Die Meloiden-Fauna Australiens ist überaus eigentümlich und setzt sich nur aus Phoresis-Formen zusammen. Auf die Inseln Neu-Seelands gelangte keine einzige Art, was darauf zurückgeführt werden kann, daß Australien seine Meloidenfauna zu einer Zeitperiode erhielt, als Neu-Seeland vom australischen Kontinent bereits abgetrennt war. Diese Periode ist die obere Kreide oder das untere Tertiär, demnach ist die Meloidenfauna Australiens keinesfalls älter als die obere Kreide.

Die erdgeschichtlichen Ereignisse und die damit zusammenhängenden Änderungen in der Pflanzendecke ließen auch in der Herausbildung des gegenwärtigen Bildes der Meloidenfauna ihre Spuren zurück. Gemäß den geobotanischen Untersuchungen war Afrika bis zum Miozän bewaldeter als in unseren Tagen. Dem Miozän folgte die Vorherrschaft einer trockeneren Zeitperiode, worauf dann während der Eiszeit sich wieder

der Wald in den Vordergrund drängte. Nach Beendigung der Eiszeit wurde in einem erheblichen Teile Afrikas abermals die Savanna und Steppe vorherrschend, es nahm sogar auch die Ausdehnung der Wüsten beträchtlich zu. Diese Vegetationsänderungen zogen in diesen Gebieten auch ständige Wanderungen der Tierwelt nach sich. Es konnten jedoch in Refugien Relikte der früheren Faunen zurückbleiben. Die außerordentlich hohe Variabilität sowohl der paläarktischen wie der afrikanischen Meloiden führe ich teilweise auf Erscheinungen zurück, welche mit den Vegetationsänderungen in Verbindung stehen.

In der gegenwärtigen Herausbildung der paläarktischen Meloiden-Fauna spielte die Eiszeit eine wichtige Rolle. Vor der Eiszeit konnte in Europa eine subtropische Fauna leben, welche von der Eiszeit beinahe vollkommen vernichtet wurde. Die ganze heutige Meloiden-Fauna ist — mit Ausnahme des Mediterraneums — das Ergebnis einer nach der Eiszeit erfolgten Einwanderung. Die Besiedlung konnte aus zwei Richtungen erfolgen, einerseits von Osten her (pontokaspische, ostmediterrane, euro-turanische und euro-sibirische Arten), andererseits aus Nordafrika. Die Verbreitung der letzteren Elemente in Europa ist sehr beschränkt.

Die Eiszeit konnte auch eine Disjunktion im Areal der einzelnen Arten hervorrufen. So trennte sich im Falle des *Micromerus collaris* Fabr. das Areal der Art in ein südwest-balkanisches — west-kleinasiatisches und in ein südrussisches Areal. Das ursprüngliche Areal muß sich weiter nördlich befunden haben, es wurde durch die Eiszeit mehr nach Süden gedrängt. Dabei entstand im ursprünglich zusammenhängenden Areal eine Disjunktion, und es kam zum Vordringen der Gruppe nach Kleinasien und Iran, wo die Artdifferenzierung eingeleitet wurde. Der Verlauf der Differenzierung kann in den morphologischen Charakteren verfolgt und festgestellt werden, welche Arten dem balkanisch-kleinasiatischen Zweige und welche dem südrussisch-kaukasischen Zweige entstammen.

In der Familie der Meloiden gibt es zahlreiche diesem Falle ähnliche Verbreitungstypen und faunengenetische Erscheinungen; die Kürze der Zeit gestattet es aber nicht, daß ich im Rahmen dieses Vortrages auf die Erörterung derselben eingehe.

ENTOMOFAUNISTICAL ASPECT OF GEORGIAN SSR

DAVID KOBAKHIDZE

Institute of Zoology Academy of Sciences, Georgian SSR

Georgian SSR is one of the fifteen union republics of the USSR. It occupies a comparatively small area in the Caucasus and is distinguished by various climatic conditions. This is connected with the peculiarities of geographical location of Georgia (latitude $41^{\circ}35'$ North and longitude $46^{\circ}44'$ East), as well as with the nature of its orography.

Georgian SSR is a mountainous country. Only 23.6% of its territory is below sea level, while 76.4% is above sea level including zones of eternal snow and glaciers.

Mountains occupy 53% of the surface of the republic, while foothills occupy 33.4% and lowlands only 13% of the territory.

The mountain system of the Great Caucasus which is a peculiar barrier protects Georgian SSR from the intrusion of the cold air masses from the North.

The presence of the open area facing the Black Sea allows the penetration of warm and humid air masses.

Broken grounds and large amplitudes of high-altitude levels create pronounced vertical zonality of climate, as well as an extensive development of ecoclimatic and microclimatic processes; the soil cover is also very different.

All this creates exceptionally good possibilities for the development of rich flora and fauna distributed in the following main zones: subtropical, semi-desert, steppe, forest (deciduous and coniferous forests of different composition), sub-alpine, alpine.

The entomofauna of GSSR has been studied for a long time and it seems possible at present to generalize all the entomological data available.

I would like to call your attention to the results of this generalization.

As a result of rough summing up of the specific structure of the Georgian entomofauna it turned out that now there are registered more than 10,000 insect species. Almost a half of them (44%) are *Coleoptera* followed by *Lepidoptera* (more 16.0%), *Homoptera* (nearly 10%), *Hymenoptera* (9.6%), *Hemiptera* (6.5%), *Diptera* (5.6%), while the remaining insects (*Phasmodea*, *Odonata*, *Mantodea*, *Orthoptera*, *Plecoptera*, *Mallophaga*, *Aphaniptera*, *Neuroptera*, *Trichoptera*) make from 0.0 to 2.2%.

The inventory of *Odonata*, *Blattodea*, *Mantodea*, *Orthoptera*, *Dermaptera*, *Thysanoptera*, *Homoptera*, *Hemiptera*, some families of *Coleoptera* and *Macrolepidoptera*, *Aphaniptera* is made with a considerable completeness, while *Copeognatha*, *Mallophaga*, *Anoplura*, many families of *Diptera* and *Hymenoptera*, *Microlepidoptera* require further study.

The number of insect species known at the present time hardly exceeds even 50% of the actual inhabitants.

Therefore, the number of insects will considerably increase as a result of a) a detailed entomofaunistic study of the territory of the republic, b) detailed entomofaunistic study of the orders and families of those insect which are known but little up to the present.

Floristically more politonal Eastern Georgia (with South Ossetia) is comparatively rich in entomocomplexes, while floristically more monotonal West Georgia (with Adzharia and Abkhazia) is comparatively poor in them.

It is also noted that the "middle zone", i. e. rich mixed grass steppes, mixed forests (with abundant shrubby-horizon) partially subalpine meadows, is more diverse in respect to entomocomplexes than the "marginal zones", i. e. open marsh-ridden Colchid lowland, semidesert, Alpine grasslands.

According to their practical significance all the registered species can be grouped this way:

- 1) pests of agricultural crops — some 13% of the registered insect species;
- 2) pests of forests and park plantations — some 13% of the registered insect species;
- 3) insects damaging cloths, furniture and food products more than 1—2%;
- 4) insects of medical and veterinary importance — some 4%;
- 5) useful insects (entomophagi) — some 10%.

The economic role (positive or negative) of many insect species even of coprophagi and sarcophagi is not registered yet under the conditions of Georgian Republic.

It is quite natural that the general zoogeographical aspect of the entomofauna of Georgian Republic is typically palaeoartic, though there are some species that outrange the limits of Palaeoartic.

There are quite a few widely distributed palaeoartic species in Georgian SSR which display almost heurizonality. Insects of this category are found in different groups and in various numbers: 5% of *Tettigoniidae*, 10% of *Cerambycidae*, 22% among *Anobiidae*, 28% among *Ipidae*, 30.4% among *Hydrophilidae*, 39% among *Noctuidae* etc.

Besides widely distributed palaeoarctic insect species there are two large zoogeographical categories in the typically palaeoarctic insect fauna of Georgian Republic: mediterranean and european siberian sensu latu.

The number of the insects of these categories varies in different species as follows: among *Tettigoniidae* 31% are mediterranean and 24% european; among *Noctuidae* 45% are mediterranean and 6% european etc.

The sum-total of mediterranean species is greater than that of european-siberian ones.

Widely distributed mediterranean fauna can be divided into two main groups of insects: mediterranean insects sensu strictu and insects conditionally endemic for the Caucasus.

The first group includes xerophilous, halophilous and forest insects.

The second group includes Colchid tertiary-relict, xerophil, Alpine insects of two origins: european and Caucasian (there exist apparently insects of Central Asian, West Asian and of other origin).

In general, the number of endemic insects is rather large: they make 15% of *Hydrophilidae*, 19% of *Tettigonidae* etc.

European-siberian entomofauna is divided into two basic groups: insects of broad-leaved forests and boreal insects. Insects of this category can be found in different species correlation: among *Ipidae* 7.5%, among *Anobiidae* 9%, *Hydrophilidae* 15% etc.

Comparatively recent immigrants which penetrated into Georgian Republic mainly during the period of intensive introduction of subtropical cultures form a specially combined zoogeographical group.

Having appeared among native insects, these immigrants successfully acclimatized in the area of humid subtropics.

At present they make some 8% of registered pests in Georgian SSR.

This combined group of insects is of different origin and consists of non-palaeoarctic, palaeoarchaeoarctic — Chinese and Japanese, and mediterranean species.

It is noted that widely distributed palaeoarctic insects have the widest inner-republican habitat, while smaller categories show different stenoazonality to a greater degree.

Boreal insect species settled in the alpine zone.

When carrying out inner-republican zoogeographical division of insect species into districts, general zoogeographical aspect of the species must be taken into consideration. The structure of the habitat of each species in Georgian Republic is different and at the same time specific.

Those species of insects which find optimal conditions of existence in our republic inhabit various localities, therefore their inner-republican habitat is wider and more continuous; vice versa, those insect species which dwell in azonal conditions of existence are to be found in comparatively limited places and therefore their inner-republican habitat is narrower and more interrupted, sometimes even unique.

Immediate task of our further entomofaunistical studies is to complete and to sum up the primary inventory of orders and families of insects which are but little studied hitherto.

This task requires a considerable number of entomologists, specialists in systematics.

Proper organization of entomofaunistical research must ensure closer connection with practice (pest division into districts, forecasts of their outbreaks, improvement of preventive and control measures, finding of beneficial entomophagi and their effective utilization, etc). It is also necessary to ensure further development of important theoretical generalizations.

RECHERCHES CÉCIDOLOGIQUES DANS LES RIDEAUX FORESTIERS DE PROTECTION DE «VALUL TRAIAN» (RÉGION DE CONSTANTZA)

MIHAIL A. IONESCU, Bucarest

Les rideaux forestiers de protection, plantés dans les régions de steppe, dans le but de combattre la sécheresse et donc d'influencer le microclimat en faveur des cultures agricoles, représentent la création par l'homme d'un nouveau biotope de caractère forestier, au sein du biotope de steppe.

Ces rideaux forestiers de protection se peuplent petit à petit, par voie naturelle, avec la faune des terrains environnants mais aussi avec des formes animales provenant de plus grandes distances. Graduellement, dans les rideaux forestiers de protection apparaît une faune de forêt ayant son origine dans les forêts plus ou moins éloignées.

Nous nous sommes proposés d'étudier comment se peuplent, au cours des années successives, les rideaux forestiers de protection avec les *Cynips* producteurs de galles.

Nos observations concernent le mode de pénétration et l'expansion de ces insectes dans les rideaux forestiers de la steppe de Dobroudja qui ont été plantés en 1951. Nous avons étudié la pénétration progressive des *Cynips* de 1953 à 1960.

Dans nos travaux antérieurs sur les zoocécidies de la République Populaire Roumaine, nous avons compris, outre les espèces citées des diverses localités de notre pays, certaines espèces qui ont été recueillies dans les rideaux forestiers de protection. Ainsi, dans une note publiée en 1956, nous donnons aussi certaines données concernant les zoocécidies de Cynipidés que nous avons trouvées jusqu'à cette date dans les rideaux forestiers de protection de « Valul Traian ». Nous avons cité, à ce moment, 12 espèces de zoocécidies de Cynipidés appartenant à 5 genres, représentant la première contribution à l'étude des zoocécidies dans les rideaux forestiers de notre pays.

Les rideaux forestiers de « Valul Traian » ont été plantés en 1951. Les observations faites en 1956, ont donc pu mettre en évidence la pénétration des *Cynips* dans les rideaux forestiers, ces insectes ayant leur provenance dans la forêt de chênes toute proche ainsi que dans des forêts plus éloignées, comme celle de Murfatlar située à 6—7 km.

L'inventaire des zoocécidies de *Cynips*, trouvées dans la forêt de chênes de « Valul Traian » jusqu'en 1956, comptait 24 espèces appartenant à 8 genres. 5 de ces 8 genres ont été trouvés dans les rideaux forestiers de protection. Les 3 genres que l'on trouve dans la forêt mais qui manquent dans les rideaux de protection sont: *Aphelonix*, *Sinophrus* et *Diplolepis*. Les deux premiers se développent exclusivement sur *Quercus cerris* qu'on ne trouve pas dans les rideaux forestiers.

Le troisième genre, *Diplolepis* (= *Rhodites*) est caractéristique des espèces ligneuses de *Rosa*, qui ne se trouvent pas non plus dans les rideaux de protection.

Poursuivant nos observations sur les zoocécidies de Cynipidés de Valul Traian, tant en forêt que dans les rideaux forestiers de protection, il nous est possible de donner une image de la pénétration des espèces de *Cynips* gallicoles dans les rideaux forestiers au cours des années suivantes, c'est à dire de 1956 jusqu'aujourd'hui.

Jusqu'en 1956, dans les rideaux forestiers de protection, on a trouvé les 12 espèces suivantes de zoocécidies de *Cynips*, appartenant à 5 genres: 1. *Adleria conglomerata* Giraud; 2. *Adleria kollari* Hartig; 3. *Adleria polycera polycera* Giraud; 4. *Adleria truncicola* Giraud; 5. *Cynips longiventris* Hartig, agame; 6. *Cynips agama* Hartig, agame; 7. *Cynips quercus folii* L., agame; 8. *Neuroterus Spathegaster quercus baccarum*, q.-bacc. L., agame; 9. *Neuroterus Spathegaster numismalis* Fourcq.; 10. *Andricus curvator* Hartig, sexué; 11. *Andricus histrix* Trotter; 12. *Trigonaspis sinaspis* Hartig.

Au cours de l'année 1956, à la suite des recherches effectuées au printemps (pour les formes de printemps) et jusque tard en automne (pour les formes d'été et d'automne),

nous avons trouvé, dans les rideaux forestiers 7 autres espèces nouvelles de zoocécidies de *Cynips* qui sont: 1. *Adleria tomentosa* Trotter; 2. *Neuroterus* (*Neuroterus*) *minutulus* Giraud; 3. *Neuroterus Spathogaster laeviusculus* Schenk; 4. *Andricus albopunctatus* Schlechtendal; 5. *Andricus ostrea* Hartig; 6. *Andricus callidoma* Hartig; 7. *Andricus gemmea* Giraud.

L'année suivante, en 1957, nous avons trouvé au mois de Juin, une autre espèce de zoocécidie, nouvelle dans les rideaux: *Neuroterus albipes* Schenk, (sexué).

Au cours des années 1958 et 1959, trois autres espèces de zoocécidies de *Cynipinae* ont apparu sur les espèces de *Quercus* de ces rideaux forestiers de protection: 1. *Trigonaspis megaptera* Panz. (sexué); 2. *Adleria lignicola* Hartig (agame); 3. *Andricus lucidus lucidus* Hartig (agame).

Cette année, c'est-à-dire en 1960, nous avons trouvé dans les rideaux forestiers de protection, encore 6 autres espèces de zoocécidies de *Cynipinae*, qui sont: 1. *Adleria caliciformis* Giraud (agame); 2. *Adleria corruptrix* Schlechtendal (agame); 3. *Adleria quercus calicis* Giraud (agame); 4. *Andricus gemmea* Giraud (agame); 5. *Andricus superfetationis* Giraud (agame); 6. *Neuroterus quercus-baccarum quercus-baccarum* (L.) (sexué).

Au total, jusqu'à présent, on a donc trouvé 29 espèces de zoocécidies de *Cynipinae* sur les espèces de *Quercus* des rideaux forestiers de protection de Valul Traian (Dobroudja).

Toutes ces espèces de *Cynipinae* représentent en même temps l'inventaire complet des espèces qui se trouvent aussi dans les forêts de Dobrogea, plus ou moins éloignées de ces rideaux forestiers.

On peut ainsi voir comme la pénétration de ces insectes dans les rideaux forestiers de protection, a lieu graduellement; ce fait est aussi évident en liaison directe avec la fréquence des zoocécidies dans la forêt voisine et dans les forêts des localités proches, comme la forêt de Murfatlar, par exemple. Certaines zoocécidies sont peu fréquentes dans les rideaux et de même peu fréquentes dans la forêt. C'est le cas surtout d'*Adleria tomentosa* et *Andricus callidoma*. *Andricus albopunctatus* n'a été trouvé dans les rideaux qu'à un seul endroit et il n'a pas encore été trouvé dans la forêt. *Andricus lucidus* apparaît pour la première fois en 1959, étant maintenant fréquent dans les rideaux et tout en même temps, il apparaît aussi dans la forêt. Il est très probable que son origine est dans la forêt de Murfatlar. Une autre espèce de zoocécidie, *Trigonaspis megaptera*, fréquente tous les ans dans la forêt de Valul Traian, apparaît justement en 1959 dans les rideaux forestiers de protection.

Jusqu'à présent, de toutes les zoocécidies trouvées dans ces rideaux de protection, les plus fréquentes sont *Adleria conglomerata* et *Adleria kollari*, qui en même temps sont également considérées comme les formes les plus nuisibles, surtout pour les jeunes plantes. On sait que par leur mode de développement, ces zoocécidies et surtout *Adleria conglomerata*, qui croît toujours en groupes agglomérés à l'extrémité des branches et au compte des bourgeons terminaux, produisent toujours un ralentissement de la croissance des plantes qui prennent un aspect touffu à cause du développement des branches latérales.

On peut considérer, d'après nos observations, que jusqu'à présent dans cette région, tant dans les rideaux forestiers de protection que dans la forêt voisine, les conditions ne sont pas favorables à un développement en masse des Cynipidés gallicoles. Aucune des espèces de zoocécidies n'a dépassé, dans les rideaux forestiers, une fréquence moyenne, la majorité n'ayant qu'une faible fréquence. Dans la forêt voisine, on trouve avec une grande fréquence, la galle d'*Andricus multiplicatus* sur *Quercus cerris*, caractéristique du chêne cerris. Les exemplaires attaqués par cette espèce sont peu développés,

vieillis, parce que ce sont les derniers bourgeons de toutes les branches qui sont attaqués. On n'a pas planté de chêne cerris dans les rideaux forestiers de protection ce qui favorise le bon développement de ces rideaux. Dans l'histoire des rideaux forestiers d'autres pays, on cite des cas de fortes attaques des arbres par les Cynipidés gallicoles, comme par exemple dans les régions de steppe d'URSS.

La vitesse de pénétration et d'expansion des Cynipidés des forêts, dans les rideaux forestiers de protection, n'est liée que dans une certaine mesure aux possibilités de vol des insectes mais ne dépend pas exclusivement du vol. La preuve c'est qu'une espèce comme *Adleria lignicola* qui est grande de plus de 5 mm et vole très bien et qui est commune dans la forêt de la localité, n'a pénétré qu'en 1959 dans les rideaux forestiers qui, comme nous l'avons dit, sont déjà plantés depuis huit ans. En même temps, on observe qu'une autre espèce de Cynips, *Trigonaspis synaspis*, dont la génération agame est un petit insecte de 2,5 mm, totalement dépourvu d'ailes, a pénétré dans les rideaux forestiers où elle y est même très fréquente, dès les premières années d'existence de ces rideaux.

L'expansion des espèces de *Cynips* gallicoles sur des surfaces de plus en plus grandes et leur pénétration sur des lieux nouveaux ainsi que l'apparition en masse de certaines espèces certaines années sont des phénomènes liés à d'autres causes que le simple vol des insectes qui tout en ayant certainement son importance n'est pas exclusif.

Un facteur important qui contribue dans une large mesure à la diffusion de ces insectes est leur mode de reproduction. De ce point de vue, les espèces nommées exclusivement agames, n'étant formées que de femelles et ne se reproduisant que parthénogénétiquement, comme sont les espèces d'*Adleria* parmi lesquelles *Adleria lignicola* précédemment mentionnée, sont des espèces sédentaires bien qu'ayant des ailes très bien développées. De tels insectes, une fois sortis des galles, déposent leurs œufs sur le même arbre et répètent cela chaque année. De cette manière, leur sédentarisme ne leur donne pas la possibilité d'une expansion rapide et active ni d'une colonisation de nouveaux terrains. Ils apparaissent très régulièrement, aux mêmes endroits et avec la même fréquence durant des années consécutives. A cette catégorie appartiennent *Adleria lignicola*, *Adleria kollari*, *Adleria hungarica*, *Adleria caput-medusae* et autres. Souvent, dans la forêt, un arbre est fortement colonisé par l'une de ces espèces tandis que les arbres voisins sont totalement dépourvus de cette espèce de galle. Les femelles d'*Adleria lignicola* de la forêt voisine ne sont donc passées dans les rideaux forestiers que 8 ans après leur plantation.

Mais en même temps, les espèces de Cynips qui se reproduisent par générations sexuées ou possèdent dans leur cycle de développement la génération sexuée, comme c'est le cas des espèces *Andricus*, *Neuroterus*, *Trigonaspis* et autres, sont des espèces plus mobiles, plus actives qui se répandent beaucoup plus facilement, pouvant parfois produire de véritables invasions, comme sont surtout les espèces de *Neuroterus*. Les espèces appartenant à ces genres sont passées de la forêt dans les rideaux forestiers dès les premières années de leur plantation.

En conclusion, les études cécidologiques et celles des Cynipidés gallicoles faites comparativement sur les rideaux forestiers de protection en cours de croissance et sur les forêts avoisinantes, peuvent apporter une contribution au problème de la diffusion des insectes, problème lié à plusieurs facteurs qui concernent toute la biologie de l'insecte. L'expansion des animaux se fait par locomotion, transport actif ou passif. Mais la locomotion a ses causes, ses facteurs déterminants. La locomotion comme phénomène biologique n'est pas indépendant des autres phénomènes biologiques parce que tout le comportement de l'insecte représente un enchaînement interdépendant de phénomènes. Des observations comprises dans ce travail, on peut voir la liaison entre la reproduction et la locomotion, entre la reproduction et l'expansion.

BEOBSACHTUNGEN ÜBER DIE INSEKTENCÖNOSEN DER CALAMOGROSTIA EPIGEIOS L.

J. ERDÖS

Manuskript und Abstract nicht eingegangen.

PHAENOLOGISCHE FORSCHUNGEN ÜBER THYSANOPTEREN (Die Thysanopteren der Dobrogeasteppe)

WILHELM K. KNECHTEL

Academia Republicii Populare Romîne

Im Vergleiche mit den anderen Steppengebieten des Landes (Bărăgan, Burnas, die Ebene Olteniens) bestehen in der Zusammensetzung der Flora und Fauna, sowie in den klimatischen Verhältnissen und der Bodenformation der Grassteppe der Dobrogea einige Unterschiede, die mich veranlaßten, die in diesem Gebiete vorkommenden und weniger bekannten Thysanopteren näher zu erforschen, wobei ich gleichzeitig auch der jahreszeitlichen Entwicklung der Arten dieser Insektengruppe, unter Berücksichtigung der Pflanzenwelt, meine Aufmerksamkeit schenkte. Die Ergebnisse dieser nach einem bestimmten Plane ausgeführten Forschungen werden hiermit zusammenfassend mitgeteilt. Anlässlich dieser Forschungen wurde ich von meinen Mitarbeitern N. Hondru und D. Paraschivescu, die die monatliche Entwicklung anderer Insekten verfolgten, unterstützt, und ich spreche ihnen für die gewissenhafte Ausführung der Arbeiten meinen verbindlichsten Dank aus.

Das Gebiet

Die Grassteppe der Dobrogea umfaßt den mittleren Teil der Provinz, vom Donauufer zwischen Härsova und Cernavoda in östlicher und südlicher Richtung bis an die Küste des Schwarzen Meeres. Außerdem bildet sie einen dünnen Streifen von Măcin donauaufwärts bis Härsova und eine Abzweigung nach Norden längs der Meeresküste bis zum Razelmsee. Eine Insel befindet sich zwischen dem Donaudelta und dem Razelmsee. Die Grassteppe ist von niedrigen Talsenkungen durchzogen, die dem Gebiete ein welliges Aussehen verleihen. Der Bodentypus gehört dem hellbraunen Boden der trockenen Steppe an. Außer diesem Bodentypus befinden sich in der Grassteppe auch Salzböden, welche besonders das zum Meere flach abfallende Gelände bedecken. Die jährlichen durchschnittlichen Niederschlagsmengen sind unter 400 mm. Die durchschnittliche Jahrestemperatur beträgt $+11^{\circ}\text{C}$.

Die im Steppengebiete der Dobrogea gefundenen Thysanopteren

Die bis jetzt im Gebiete der Grassteppe der Dobrogea gefundenen Thysanopterenarten können nach ihrer Verbreitung in der rumänischen Volksrepublik in folgende 3 Gruppen eingeteilt werden:

1. Die in allen Zonen des Landes von der Grassteppe der Dobrogea bis teilweise in der alpinen Region vorkommenden. Zum Beispiel *Aeolothrips intermedius*, *Thrips tabaci*, *Haplothrips reuteri*, *Taeniothrips atratus*. In diese Gruppe gehören ungefähr 73% der im Steppengebiet der Dobrogea gefundenen Arten.

2. Die bis jetzt in den Steppengebieten des Landes (Burnas, Bărăgan, Dobrogea) und in der angrenzenden Waldsteppe gefundenen Arten: *Taeniothrips hispanicus*, *Parallothrips clavicornis*, *Kakothrips dentatus*, *Haplothrips flavicinctus*.

3. Die nur im Gebiete der Grassteppe der Dobrogea gefundenen Arten: *Limothrips angulicornis*, *Pseudocryptothrips meridionalis*, *Taeniothrips discolor* zusammen mit *f. lythri*, *Neoheegeris biroi*, *Ereikethrips calcaratus* und *Oxythrips dentatus*. Von diesen beiden letzten Arten ist *Oxythrips dentatus* außer der Dobrogea, in neuerer Zeit von J. Pelikan auch bei Sturovo in der Südslowakei in beiden Geschlechtern gefunden worden. Ob *Ereikethrips calcaratus* als endemisch anzusehen ist, werden spätere Forschungen aufklären. *Ereikethrips calcaratus* ist eine neue Gattung und Art mit folgenden Hauptmerkmalen:

Ereikethrips nov. gen.: Kopf lang, nach vorn verlängert. Fühler achtgliedrig. Sinneskugel des 3. und 4. Fühlergliedes einfach. Ocellen bei beiden Geschlechtern vorhanden. Männchen und Weibchen geflügelt. Flügel lang und schmal, mit 2 Längsadern. Maxillartaster dreigliedrig. Vorderecken des Prothorax ohne Borsten; Hinterecken mit zwei Borsten. Vorderschenkel verdickt, an der Spitze außen mit zwei kräftigen, hakenförmigen Fortsätzen. Prosternit mit einer endothorakalen Verstärkung in Form von zwei großen Haken. Beim Mesosternum ist die Spinula kurz und reicht nicht bis zum Vorderrand des Sternum. Metasternit nur mit Furca, ohne Spinula.

Ereik. calcaratus nov. spec. Weibchen: Kopf lang, vorn verlängert. Prothorax $208\ \mu$ lang, vorn $132\ \mu$, hinten $224\ \mu$ breit; Hinterecken mit zwei Borsten, die innere länger als die äußere. Flügel gelblich. Vorderschenkel an der Spitze mit 2 hakenförmigen Fortsätzen. Vordertarsen mit einem langen, gelblichen, stark gekrümmten Zahn. Tibien der Mittelbeine an der Spitze mit einem schwarzen, gekrümmten Sporn. Hintertibien mit zwei schwarzen, starken Dornen und 3—4 kleineren an der Innenseite. Die Borsten am 9. Hinterleibsegment $164\ \mu$, diejenigen des 10. Segmentes $160\ \mu$ lang.

Männchen: kleiner, die Bewaffnung der Beine wie beim Weibchen; 3. und 4. Hinterleibsternit mit je einer ovalen, lichten Vertiefung.

Fundort: Valul-lui-Traian (Constanta), Juli—September, in Blüten von *Xeranthemum annuum*, *Torilis arvensis*, *Centaurea solstitialis* und *Sambucus ebulus*; am häufigsten in den Blüten von *Xeranthemum annuum*.

Die jahreszeitliche Entwicklung der Thysanopteren

Die Untersuchungen wurden im Bereiche der landwirtschaftlichen Versuchstation Valul-lui-Traian (Constanta) ausgeführt, wo außer natürlichem Grünland auch ein künstlich angelegtes Wäldchen besteht, das es uns ermöglichte, einen Einblick in zwei verschiedene Oekosysteme zu erhalten. In nächster Nähe dieser Formationen befanden sich landwirtschaftliche Kulturen und Waldschutzstreifen.

Im natürlichen Grünlande (Heide) sowie im Wäldchen wurden im ganzen 12 Biotope im Umfange von je $100\ \text{m}^2$ abgesteckt und monatlich unter Berücksichtigung der Entwicklung der Pflanzenwelt faunistisch durchforscht. Von den monatlich in Blüte befindlichen Pflanzen sowie den in denselben vorkommenden Insekten wurden statistische Verzeichnisse aufgestellt. Aus Raummangel können die Ergebnisse nur zusammenfassend wiedergegeben werden. In der Nomenklatur und Anordnung der jahreszeitlichen Aspekte folgte ich denjenigen von Tischler (Synökologie der Landtiere).

1. Winteraspekt (Hiemal)

Monate November bis März

In diesem Zeitraume wurden Rasen, Waldstreu und Baumrinde untersucht und folgende Thysanopterenarten gefunden:

a) Rasen: *Limothrips denticornis*, *Rhipidothrips graciosus*, *Haplothrips reuteri*, *H. aculeatus*, *Pseudocryptothrips meridionalis*, *Bolothrips bicolor*. Am zahlreichsten *Limothrips denticornis*.

b) Waldstreu: *Rhipidothrips graciosus*, *Chirothrips manicatus*, *Dendrothrips degeeri*, *D. saltator*, *Limothrips denticornis*, *Haplothrips reuteri*, *H. tritici*, *H. aculeatus*, *Pseudocryptothrips meridionalis*.

c) Baumrinde: *Dendrothrips degeeri*, *D. saltator*, *Haplothrips reuteri* an *Quercus*, *Fraxinus* und *Pinus*, ferner *Haplothrips fuliginosus* an *Ulmus*. Von diesen Arten war *Dendrothrips degeeri* am zahlreichsten, sogar massenhaft. Wie ersichtlich, überwintern in diesen Lebensräumen auch Schädlinge der landwirtschaftlichen Kulturen.

2. Vorfrühlingsaspekt (Praevernal).

Monat April.

a) Wäldchen: In Blüte befanden sich die ersten Frühlingspflanzen, von diesen jedoch nur *Gagea minima*, *Muscari racemosum* Mill., *Taraxacum officinale* Web., und *Veronica arvensis* L., von Thysanopteren bevölkert, und zwar: *Taeniothrips pallidivestis*, *Thrips hukkineni* und *Haplothrips reuteri*. In allen Blüten nur 1—2 Tiere.

b) Heide: In Blüte standen *Taraxacum officinale* Web., *Lamium purpureum* L., *Lam. amplexicaule* L., *Veronica opaca* Fr., *Capsella bursa pastoris* L., *Viola arvensis* Murr., *V. odorata* L., *Gagea minima* (L.) Ker., *Ornithogalum gusonei* Ten. Alle diese Pflanzen, mit Ausnahme von *Veronica opaca* und *Viola arvensis* waren von Thysanopteren besetzt, und zwar: *Chirothrips manicatus*, *Limothrips denticornis*, *Taeniothrips pallidivestis*, *Thrips hukkineni*, *Thrips tabaci*, *Haplothrips reuteri* und *Haplothrips acanthoscelis*. Die beiden letzten Arten am häufigsten und am zahlreichsten. *Thrips tabaci* nur vereinzelt.

3. Frühlingsaspekt (Vernal).

Monat Mai bis Anfang Juni.

a) Wäldchen: Von den Vorfrühlingsblumen sind nur noch *Lamium purpureum* und *Capsella bursa pastoris* in Blüte, jedoch nehmen die in Blüte befindlichen Pflanzen wesentlich zu und erhöhen sich auf 21 Arten, wovon aber nur 8 von Thysanopteren bevölkert waren, und zwar: *Lamium purpureum* L., *Capsella bursa pastoris* L., *Lepidium draba* L., *Ranunculus arvensis* L., *Sisymbrium orientalis* Tor., *Ajuga chamaeepytis* (L.) Schreb., *Euphorbia esula* L., *Sambucus nigra* L. Die Zahl der Thysanopterenarten bleibt noch gering. In den Blüten befanden sich: *Aeolothrips priesneri*, *Melanthrips pallidior*, *Chirothrips manicatus*, *Thrips euphorbiae*, *Thrips tabaci*, *Haplothrips reuteri*, *H. acanthoscelis*, *Neoheegeria verbasci*. Von diesen Arten waren am häufigsten *Haplothrips reuteri* an verschiedenen Pflanzenarten, *Thrips tabaci* an *Capsella bursa pastoris* und *Aeolothrips priesneri* an *Euphorbia esula*. Die Zahl der Tiere der einzelnen Arten war in den Blütenständen noch gering. An Eichenblättern *Dendrothrips degeeri*.

b) Heide: Im Vergleich mit der Vegetation des Wäldchens ist die Heide viel blütenreicher; es blühen 34 Pflanzenarten, davon *Fragaria viridis* Duch., *Euphorbia esula* L., *Fumaria schleicheri* Soy-Willm., *Senecio vernalis* W. & K., und *Salvia nemorosa* L., in großen Beständen. Von den 34 Pflanzenarten waren nur 24 von Thysanopteren besetzt. Außer den im Vorfrühling erwähnten Thysanopterenarten erscheinen in diesem Zeitraume noch *Melanthrips pallidior*, *M. fuscus*, *Aeolothrips intermedius*, *Aeolothrips priesneri*, *Aptinothrips rufus*, *Anaphothrips euphorbiae*, *A. atroapterus*, *Kakothrips robustus*, *Taeniothrips atratus*, *T. picipes*, *Thrips physapus*, *T. validus*, *T. nigropilosus*, *Haplothrips tritici* und *H. niger*. Am häufigsten *Thrips tabaci*, *Taeniothrips pallidivestis* und *Haplothrips reuteri*, letztere Art in einigen Blütenständen von *Senecio vernalis* in großer Anzahl, wie 57 ♀♀, 46 ♀♀, 64 ♀♀ je Blütenstand. Die Blüten von *Euphorbia esula* bewohnten *Anaphothrips euphorbiae* und *Thrips euphorbiae* zusammen mit *Aeolothrips priesneri*, letzte Art auch allein. *Thrips tabaci* zahlreich in den Blüten von *Erysimum repandum*, oft in Gesellschaft mit *Haplothrips reuteri* und *Melanthrips pallidior*, letzte Art auch in den Blüten von *Salvia*

nemorosa und *Veronica jacquini*. An Gräsern *Chirothrips manicatus* und *Haplothrips tritici*. Von Anfang Juni bis Ende des Jahres tritt *Haplothrips acanthoscelis* nur noch vereinzelt auf.

4. Sommeraspekt (Aestival)

Mitte Juni bis Mitte Juli

a) Wäldchen: Von Blütenpflanzen ist *Achillea setacea* W. & K. am häufigsten vertreten, die anderen, wie *Torilis arvensis* (Huds) Link., *Adonis aestivalis* L., *Centaurea iberica* Trev., *Satureja vulgaris* (L.) Fritsch, *Chrysanthemum corymbosum* L. etc. nur in kleinen Beständen. Die Thysanopterenfauna ist schwach vertreten, es dürfte vielleicht eine Abwanderung in die blütenreichere Heide anzunehmen sein. Gefunden wurden: *Melanthrips pallidior*, *Aeolothrips intermedius*, *A. priesneri*, *Sericothrips gracilicornis*, *Taeniothrips atratus*, *T. pallidivestis*, *Thrips hukkineni* und *T. tabaci*. An *Satureja vulgaris* befand sich *Neoheegeria biroi*, an Gramineen *Chirothrips manicatus*, *Dendrothrips degeeri* und *Dendr. saltator* an *Quercus* und *Fraxinus*.

b) Heide: Die Zahl der in Blüte befindlichen Pflanzenarten erhöht sich auf 49. Einige vernale Pflanzen, wie *Euphorbia esula*, *Linum tenuifolium*, *Convolvulus cantabricus* etc., sind noch in Blüte, dazu gesellen sich *Coronilla varia* L., *Dianthus collinus* W. & K., *Marrubium peregrinum* L., *Xeranthemum annuum* L., Die Zahl der Thysanopterenarten sinkt auf 19, doch befinden sich in den Blüten viele Larven. Gefunden wurden: *Melanthrips fuscus*, *M. pallidior*, *Aeolothrips intermedius*, *Chirothrips manicatus*, *Aptinothrips rufus*, *Ereikethrips calcaratus*, *Frankliniella intonsa*, *Kakothrips dentatus*, *Taeniothrips pallidivestis*, *T. picipes*, *Thrips physapus*, *T. validus*, *T. tabaci*, *Stenothrips graminum*, *Haplothrips niger*, *H. angusticornis*, *H. reuteri*, *H. acanthoscelis*, *Taeniothrips hispanicus*. An Zahl nimmt *Haplothrips reuteri* ab, dafür ist *Thrips tabaci* am zahlreichsten vertreten, namentlich in den Blütenständen von *Sambucus ebulus*, hier befanden sich je Blütenstand 66 ♀♀, 42 ♀♀, 56 ♀♀, 67 ♀♀, 101 ♀♀, 103 ♀♀ und 128 ♀♀. In großer Anzahl wurde diese Art auch an *Galium verum* und *Torilis arvensis*, allein oder in Gesellschaft mit *Aeolothrips intermedius*, *Haplothrips reuteri* und *Melanthrips fuscus* gefunden.

5. Hoch- und Spätsommeraspekt (Serotinal)

Mitte Juli bis Mitte September

Im serotinalen Zeitraume findet eine wesentliche Veränderung in der Vergesellschaftung der Blütenpflanzen statt. Der Sommer ist zwar anfangs noch etwas regenreicher, doch tritt ab Juli die Trockenperiode, von heftigen, trockenen Winden begleitet, ein, welche die Vegetation beeinflussen und zu einer frühzeitigen Samenbildung führt. Der Bestand der Blütenpflanzen vermindert sich im Wäldchen auf 9 Arten, in der Heide auf 32. Von Thysanopteren befanden sich in den Biotopen des Wäldchens folgende 10 Arten: *Aeolothrips intermedius*, *Ereikethrips calcaratus*, *Thrips validus*, *T. flavus*, *T. tabaci*, *Taeniothrips hispanicus*, *T. atratus*, *Haplothrips reuteri*, *H. acanthoscelis* und *Neoheegeria biroi*. In der Heide wurden gesammelt: *Aeolothrips intermedius*, *Ereikethrips calcaratus*, *Anaphothrips atroapterus*, *Taeniothrips atratus*, *T. hispanicus*, *T. pallidivestis*, *Frankliniella intonsa*, *Thrips validus*, *T. tabaci*, *T. flavus*, *T. hukkineni*, *Haplothrips reuteri*, *H. acanthoscelis*, *Bolothrips bicolor*.

Bei *Haplothrips reuteri*, zahlreich im Monat Mai, ist in den Monaten Juni und Juli ein starker Rückgang in der Entwicklung zu verzeichnen, um dann im Monat August stellenweise zur höchsten zu gelangen, namentlich die Blüten von *Xeranthemum annuum*, *Centaurea solstitialis*, *Delphinium divaricatum* bewohnend. Ab April bis Juli befindet sich *Thrips tabaci* in steigender Entwicklung, von da an vermindert sich

stark die Zahl der Exemplare in den Blüten. *Taeniothrips pallidivestis*, im praevernalen und vernalen Zeitraume schwach vertreten, wird im serotinalen am zahlreichsten. In diesem Zeitraume erscheint *Taeniothrips hispanicus*. Nach dem Verblühen von *Xeranthemum annuum* kommt *Ereikethrips calcaratus* nur noch vereinzelt in den Blüten von *Torilis arvensis* und *Centaurea solstitialis* vor; *Xeranthemum annuum* dürfte die Hauptnährpflanze von *Ereikethrips calcaratus* sein.

6. Herbstaspekt (Autumnal)

Monat Oktober

In den Biotopen des Wäldchens blühten keine Pflanzen, außer *Scabiosa ochroleuca* L., und in einer Blüte der untersuchten Pflanzen befand sich nur ein Exemplar von *Taeniothrips pallidivestis*. An der Rinde von *Quercus*, *Fraxinus* und *Robinia* lebten die Thysanopteren *Dendrothrips saltator*, *Dendr. degeeri* und *Haplothrips reuteri*.

In den Biotopen der Heide standen in Blüte: *Scabiosa ochroleuca* L., *Delphinium divaricatum* Led., *Dianthus collinus* W. & K., *Salvia villicaulis* Borb., *Aster lynosyris* (L.) Bernh. und *Colchicum autumnale* L., jedoch fanden sich Thysanopteren nur in den Blüten von *Aster lynosyris*, *Delphinium divaricatum* und *Scabiosa ochroleuca*, und zwar: *Aeolothrips intermedius*, *Frankliniella intonsa*, *Taeniothrips pallidivestis*, *Taen. atratus*, *Thrips. tabaci*, *Thrips validus*, *Thr. hukkineni*, *Haplothrips reuteri*, *H. acanthoscelis*. Von diesen war *Taeniothrips pallidivestis* am häufigsten und zahlreichsten in den Blütenständen von *Aster lynosyris* und *Delphinium divaricatum*; die anderen Thysanopterenarten befanden sich nur in geringer Anzahl (1—3).

Im allgemeinen bewohnten die Thysanopterenarten, mit wenigen Ausnahmen, auch die praevernalen, in Blüte befindlichen Pflanzen.

TYPEN DER RELIKTE DER INSEKTENFAUNA IM USSURI-GEBIET

A. I. KURENTZOV

Akademie der Wissenschaften der UdSSR, Sibirische Abteilung

Die Relikte der Insektenfauna im Ussuri-Gebiet sind ökologisch klar differenziert und kommen in verschiedenen vertikalen Zonen vor. Besonders vollzählig haben sie sich im Sichotelin-Gebirge in der Übergangszone der Mischwälder in der Höhe von 700—1000 m ü. M. erhalten.

Nach ihrem Ursprung sind die Ussuri-Relikten heterogen und können historisch mit verschiedenen geologischen Altersstufen datiert werden. Zoogeographisch teilen sie sich in folgende Gruppen:

Die erste Gruppe. Endemische Gattungen (*Grylloblattina*, *Anatlanticus*, *Architremma*, *Baculurn*, *Allernoporus*) und endemische Arten mancher Gattungen (*Imania*, *Gryptocercus*), die phylogenetisch ihre Vertreter in der Fauna Nord- und sogar Südamerikas haben (Gattung *Callipogon*). Sie weisen sowohl auf die geologisch entfernten Zusammenhänge (Paläogen) zwischen der Fauna der Alten und der Neuen Welt hin, wie auch auf spätere Zusammenhänge zwischen diesen Kontinenten in ihren Nordteilen.

Die zweite Gruppe. Endemische Hochgebirgsgattungen (*Hypsopedes*) und Arten (*Eurydoxa advena* Fil.); die letzten haben ihre Vertreter auch in der Fauna Chinas.

Die dritte Gruppe. Chinesisch-ussurische Gebirgs- und Waldarten mit disjunktiven Arealen (*Eolimenitis eximia* Molt., *Argynnis penelopa* Stg.). Zwei letzte Gruppen von Relikten weisen darauf hin, daß die Ussuri-Fauna eine längere Zeit unter dem Einfluß der ökologisch mannigfaltigen Gebirgsfauna Zentral-Chinas stand, woher auch manche Gattungen und Arten der nearktischen Fauna stammen.

Die vierte Gruppe. Gebirgs- und Waldarten (*Neptis kusnetzovi* Kurentz., *Photoscotosia artostrigata* Brem.), die auch in Japan vorkommen oder vikarierende Vertreter dort haben.

Sie weisen auf die verhältnismäßig späte Abtrennung (Mitte und Ende Pleistozän) der Japanischen Inseln vom Kontinent hin.

Die fünfte Gruppe. Arten, die in Europa vorkommen und in Sibirien abwesend sind (*Limenitis camilla* L.). Sie lassen die Behauptung zu, daß in der Vergangenheit die Fauna der Zone breitblättriger Wälder in Eurasien weit verbreitet war und erst in der Eiszeit, also im Postpliozän und in der nachfolgenden Epoche der Entwicklung der Steppenfauna ihren Zusammenhang verloren hat.

Die sechste Gruppe. Relativ uralte arкто-alpine Arten, die sich nur auf einzelnen Berggipfeln (1500—1800 m) im Sichote-alin bewahrt haben. Das Eindringen dieser Arten (*Callimorpha menetriesi* Ev., *Parnassius evermanni* Men.) weit nach dem Süden fand wahrscheinlich in der Periode der früheren postpliozänen Vereisung statt.

Die angeführten Gruppen der Relikte zeigen, daß einerseits die Entwicklung der Ussuri-Fauna unter dem Einfluß von Faunen der angrenzenden Länder stand und daß andererseits, worauf ihre endemischen Gattungen und Arten hinweisen, in der Ussuri-Fauna, nämlich im Gebirge, gleichzeitig auch autonome Prozesse der Artenbildung verliefen.

Auf Grund der Verbreitung und Ökologie der obengenannten Gruppen von Relikten kommen wir zu dem Schlusse, daß sich die ussurische Gebirgsfauna zum größten Teil aus Elementen von drei genetisch verschiedenen Zentren ihrer Entwicklung gestaltet hat.

Das erste und älteste Zentrum der Fauna der Misch- und Laubwälder formierte sich wahrscheinlich im Paläogen oder am Anfang des Neogens in den östlichen Gebieten des Kontinents Angarida (damals territorial vereinigte Gebiete des Amur-Beckens und Nordjapans). Trotz der Auffassung mancher Autoren (Mell, Stegmann) meinen wir, daß aus diesem Zentrum viele Arten und sogar Gattungen der chinesischen und nearktischen Fauna herkommen. Bis zu unserer Zeit ist eine Reihe von Relikten dieser Fauna geblieben (*Grylloblattina*, *Rosalia*, *Callipogon* u. a.). Gegenwärtige Derivate dieser Fauna sind: die mandschurisch-japanische Fauna in Ostasien (Kurentzov) und die vancouverische Fauna in Nordamerika (Edvin C. van Dyke). Die engeren genetischen Zusammenhänge zwischen der japanisch-mandschurischen Fauna und der zentralchinesischen, und zwischen der vancouverischen und alleghanischen Fauna entwickelten sich in geologisch späteren Zeiten.

Ein zweites, recht mächtiges Zentrum der Entwicklung der Waldfauna (Fauna der Taiga) im Fernen Osten war das Territorium des Kontinents Beringien, der die gegenwärtigen Gebiete des Ochotskischen und Beringmeeres und die mit ihnen angrenzenden Teile des Festlandes des nordöstlichen Sibiriens und des nordwestlichen Amerikas umfaßt. Im Vergleich zu dem ersten Zentrum ist diese Fauna geologisch jünger und hat sich zu Ende der Tertiär-Periode und im Pleistozän formiert. Ihrem systematischen Bestand nach ist sie besser erhalten als die frühere und hat eine mindere Anzahl von Relikten (*Scionomia*, *Imania*, *Architremma* u. a.). Sie erlitt jedoch unter dem Einfluß der Erscheinungen der Eiszeit, der Transgression und Regression der Meere und des

Vulkanismus merkbare Veränderungen, differenzierte sich ökologisch und drang auf den Gebirgsrücken in Ostasien und auch in westlichen Teilen Nordamerikas weit nach dem Süden ein. In der gegenwärtigen Epoche gilt die Ochotskische Fauna im Nordosten Sibiriens und die kanadische und zum Teil Hudsonische Fauna in Nordamerika als Nachlaß der Beringischen Fauna des Taiga-Gebietes.

Das dritte, noch jüngere Zentrum der Entwicklung der Fauna im Fernen Osten bilden die Gebiete des Hochgebirges im Nordosten Sibiriens und die anliegenden Teile der Arktis. Die Entstehung und die weitere Entwicklung dieser arktisch-alpinen Fauna steht in erster Linie mit dem Absinken der Temperatur in der Eiszeit in Zusammenhang. Zu jener Zeit konnte diese Fauna auf Gebirgsrücken weit nach dem Süden eindringen, wo auch bis jetzt ihre Reliktarten zu finden sind (*Callimorpha menetriesi* Ev., *Parnassius evermanni* Men. und andere). Im Ussuri-Gebiet hat sie sich mit der alpinen Fauna südlicher Herkunft vermischt. In der gegenwärtigen Epoche erlitt diese Fauna unbedeutende Veränderungen (Ehrlich, Freemann) und gilt als arktisch-alpine Fauna der Holarktis.

BIBLIOGRAPHIE

- EHRLICH P. R. Problems of Arctic-Alpine Insect Distribution as illustrated by the Butterfly Genus *Erebia* (*Satyridae*). Proc. Tenth. Inter. Cong. Entom., Vol. I, p. 683—686, 1958. — FREEMANN T. N. The Distribution of Arctic and Subarctic Butterflies. Proc. Tenth. Inter. Cong. Entom., Vol. I, p. 659—672, 1958. — КУРЕНЦОВ А. И. Реликты в фауне Сихотэ-Алиня. Комаровские чтения. УП, стр. 19—33, 1959. — KURENTZOV A. I. Relikten in der Fauna in Sichote-alin. Komarovskie tstenia. VII, p. 19—33, 1959. — MELL R. Zur Geschichte der ostasiatischen Lepidopteren. Deutsche Ent. Zeit. N. F. 5, Heft I—II, p. 185—213, 1958. — STEGMANN B. K. Die Herkunft der paläarktischen Taiga-Fauna. Archiv für Naturgesch. N. F., Bd. I, Heft I, p. 372—397, 1932. — VAN DYKE E. C. The Origin and Distribution of the Coleopterous Insect Fauna of N. America. Proc. Sixth. Sc. Cong., Vol. IV, p. 255—268, 1940.

DIE VERBREITUNG DES SIBIRISCHEN FAUNENELEMENTS IN DER WESTPALÄARKTIS

G. de LATTIN

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

Es wird zunächst eine kurze chronologische und historisch-zoogeographische Charakterisierung der Elemente des sibirischen Faunenkreises gegeben. Dabei wird besonders auf die Möglichkeiten einer sicheren Abgrenzung der Areale sibirischer („eurosibirischer“) Arten gegenüber denjenigen anderer Faunenelemente eingegangen. Leichte Verwechslungsmöglichkeiten (die in der Vergangenheit zu mancherlei Irrtümern führten) bestehen vor allem mit den Arealen mongolischer und polyzentrischer Arten. Das vom ostasiatischen Ausbreitungszentrum (NO-China, Korea, Süd-Amur-Gebiet) in die Westpaläarktis hinein ausstrahlende Ausbreitungsgefälle wird untersucht und statistisch zur Darstellung gebracht. Hierbei ergibt sich u. a., daß — entgegen einer weit verbreiteten Annahme — sibirische Faunenelemente dem mediterran-vorderasiatischen Raum, wenn man von dessen nördlichen Randbezirken absieht, durchaus fehlen. Es wird außerdem auf die bei diesem Verbreitungstyp häufigen Formen postglazialer Arealdisjunktion eingegangen, wobei besonders auf das „Kopieren“ des echten boreoalpinen Verbreitungstyps durch sibirische Arten hingewiesen werden muß.

DIE KOLEOPTERENFAUNA DER WESTANATOLISCHEN HOCHGEBIRGE UND IHRE PROBLEME

HARALD SCHWEIGER, Wien

Die Koleopterenfauna der antolischen Gebirge bietet kein einheitliches Bild, sondern die artliche Zusammensetzung der montanen Koleopterengesellschaften wechselt von Gebirgssystem zu Gebirgssystem dermaßen, daß man zumindest drei faunistische Zonen unterscheiden kann:

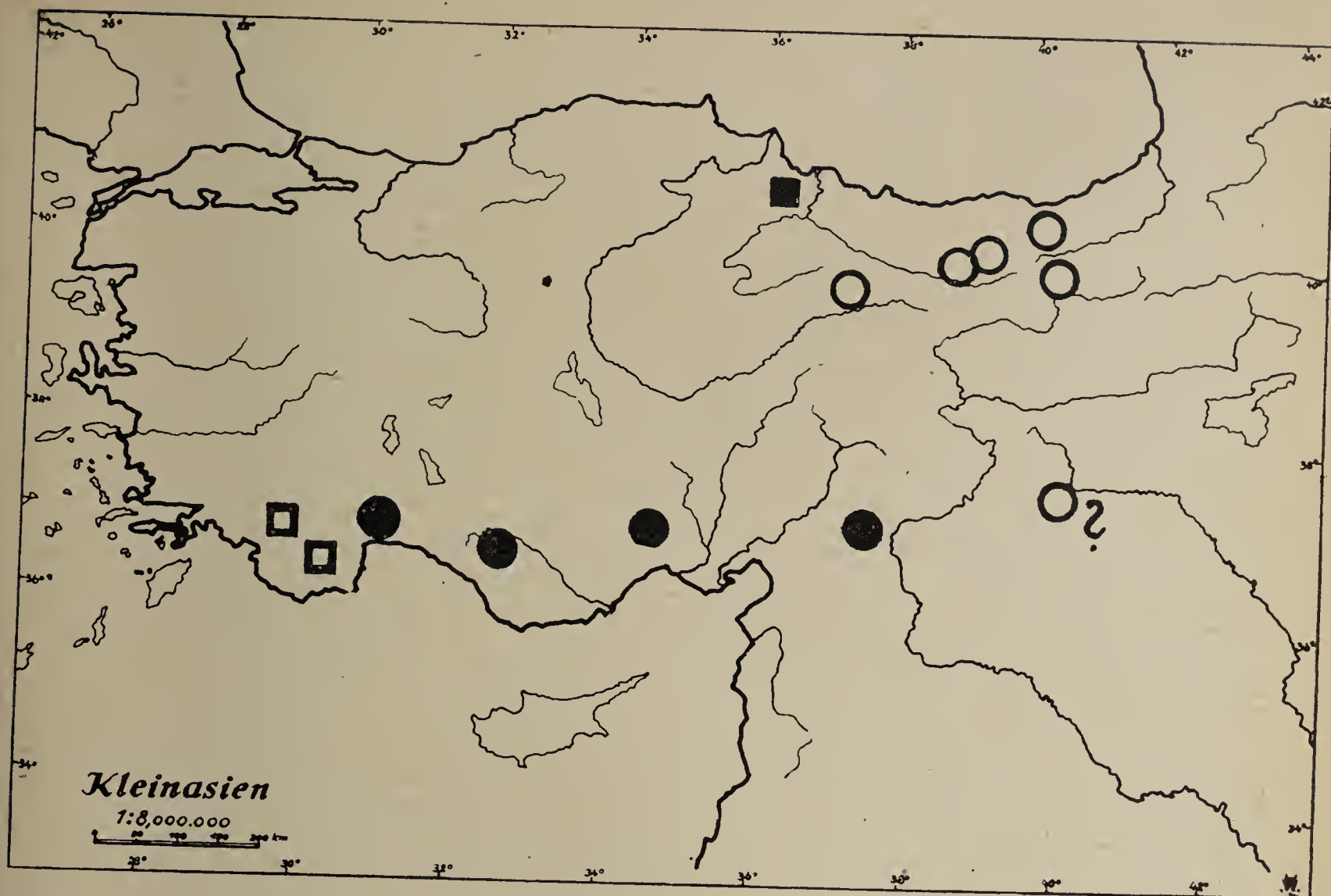
1. die pontischen Gebirge,
2. den Taurus,
3. die isolierten westanatolischen Hochgipfel.

Wenn man z. B. die Verbreitung der kleinasiatischen *Carabus*-Arten betrachtet, dann sieht man, daß in den Pontischen Gebirgen und im östlichen Taurus montane Arten des Subg. *Lamprostus* Motsch. (*lamprus* Chaud., *chalconotus* Mannh. usw.)¹ leben, während die gleiche Untergattung in den westanatolischen Gebirgen nur durch den auch in der Ebene weit verbreiteten *C. torosus escherichi* Lap. vertreten ist. Umgekehrt kommen im Taurus zumindest zwei endemische, gebirgsbewohnende Arten des Subg. *Procrustes* Bonn. (*payafa* White, *acuticollis* Motsch.) vor, während wir in Westanatolien und in den Pontischen Gebirgen aus dem gleichen Subgenus nur einige auch im Tiefland weit verbreitete Arten finden, die hier allerdings manchmal Höhenformen ausbilden (*C. cerisyi* Dej., *chevrolati* Christ.). Während also im Taurus und in den Pontischen Gebirgen eine ganze Reihe von typisch gebirgsbewohnenden, petrophilen *Carabus*-Arten leben, fehlen solche im Bereich der isolierten, westanatolischen Hochgebirge vollständig bzw. werden diese hier durch Höhenrassen von ansonsten im Tiefland weit verbreiteten Arten ersetzt (Karte 1).

Aber noch eine Reihe von anderen Koleopterengattungen besitzt in den anatolischen Gebirgen eine ähnliche Verbreitung wie die Gattung *Carabus* L. So kennt man aus dem Kaukasus und den östlichen Pontischen Gebirgen eine ganze Reihe von hoch- bzw. subalpinen *Trechus*- und *Nebria*-Arten. In den westanatolischen Hochgebirgen fehlen montane *Nebria*-Arten vollständig. Die Gattung *Trechus* Clairv. ist hier hauptsächlich in tiefen Gebirgslagen (Kastanien — Haselwälder) durch Arten aus der Gruppe des *Tr. austriacus* Dej. und *Tr. subnotatus* Dej. vertreten. Lediglich am Ulu Dag kommt auch eine spezifisch hochalpine *Trechus*-Art vor. Der häufigste *Trechus* in den westanatolischen Gebirgen ist der weit verbreitete *Tr. quadristriatus* Schrank., der von den tiefsten Lagen bis in die alpine Region emporsteigt (Ulu Dag bei 2200 m auf Schneeböden zahlreich, lg. Schweiger).

Die Fauna der westanatolischen Hochgebirge ist also in viel stärkerem Maße von der Alpenfauna verschieden als die Fauna der Pontischen Gebirge und des Kaukasus. Diese Unterschiede treten bei einem Vergleich der in der alpinen Region lebenden Koleopterengesellschaften besonders deutlich hervor. Während nämlich in der alpinen Region des Kaukasus und der Pontischen Gebirge, ebenso wie in den Alpen, zahlreiche ungeflügelte Arten der Gattung *Carabus* L., *Nebria* Latr., *Trechus* Clairv., *Pterostichus* Bonn., *Stenus* Latr. usw. vorkommen, fehlen diese typischen Vertreter einer hygrophilen Schneebodenfauna in der gleichen Höhenstufe der westanatolischen

¹ Die Systematik der kleinasiatischen *Lamprostus* scheint in hohem Maße revisionsbedürftig zu sein. Deshalb werden die von Breuning aufgestellten systematischen Kategorien hier nur mit Vorbehalt verwendet.



Karte 1: Die Verbreitung einiger montaner *Carabus*-Arten in den anatolischen Hochgebirgen

- = *Carabus (Lamprostus) lamprus* Chd.
- = *Carabus (Lamprostus) chalconotus* Mannh.
- = *Carabus (Procrustes) payafa* White
- = *Carabus (Procrustes) acuticollis* Motsch.
- ? = Fundort unsicher

Hochgipfel fast vollständig. An ihre Stelle treten hier — teilweise sogar auf Schnee-
böden — mehr oder weniger xerophile Steppenelemente bzw. Arten, die von diesen
abstammen.

So liegt z. B. am Ulu Dagh die Baumgrenze bei etwa 1900 m. An die Bergwälder schließt
nach oben zu eine Höhenstufe mit *Juniperus nanus* an, die stellenweise von Flachmooren und
Schneeböden unterbrochen wird (1900—2300 m). In dieser Höhenstufe leben nun zahlreiche
ungeflügelte *Calathus*-, *Zabrus*-, *Harpalus*-, *Amara*-, *Pedinus*-, *Gonocephalum*-, *Brachycerus*-,
Tanimecus und *Alophus*-Arten, von denen anscheinend nur sehr wenige in tiefere Lagen herab-
steigen². Relativ gut ist auch die Gattung *Otiorrhynchus* Germ. mit etwa sechs Arten ver-
treten, die anscheinend alle auf diese Hochzone beschränkt sind. Die Schneebodenfauna ist
hingegen artenarm; an Käfern fand ich hier unter anderem: *Bembidion turcicum* Gemm. & Har.,
menetriesi Kol., *Pterostichus (Haptotapinus)* n. sp., *Amara* sp., *Platynus birthleri* Hopfg.,
Philonthus sp. und interessanterweise auch regelmäßig je eine *Gonocephalum*- und *Dorcadion*-
Art. Die Gattung *Carabus* ist hier durch Höhenformen der im Tiefland weit verbreiteten Arten
C. cerisyi Dej. und *wiedemanni* Men. vertreten, während *Nebria*-, *Leptusa*- und *Sipalia*-Arten
anscheinend vollständig fehlen. Ein sehr interessantes Element dieser Zone bildet *Cicindela*
silvatica L., welche an trockenen Stellen in großer Anzahl fliegt.

² Umgekehrt findet man aber auch in der *Juniperus nanus*-Zone typische Bergwaldbewohner
(*Tapinopterus olympicus* Kr.). Diese Waldrelikte kommen allerdings nur dort vor, wo die
Waldgrenze durch menschliche Einwirkung künstlich gesenkt wurde. Lediglich auf den Gras-
und Felsenheiden, die zwischen den oberen Bergwäldern eingesprengt sind (1600—1800 m),
findet man manche Art, die auch in der *Juniperus nanus*-Zone vorkommt (z. B. *Zabrus socialis*
Schaum., *Harpalus polychromus* Tschit.).

Noch auffälligere Verhältnisse herrschen in der Polsterpflanzenstufe (2300—2500 m). Hier beherrschte im Juni 1959 eine *Dendarus*-Art aus der Verwandtschaft des *D. extensus* Fald. zusammen mit *Pedinus* sp. das gesamte Faunenbild. Außer den genannten Tenebrioniden fand ich im schmelzwasserdurchtränkten Rasen eine ungeflügelte *Calathus*-Art, die einer kleinen *Nebria* entfernt ähnlich sieht, einen anscheinend neuen ungeflügelten *Zabrus* aus der *triniisegnis*-Gruppe sowie eine *Chrysomela* sp. Als Schneerandbewohner der höchsten Lagen leben hier außerdem *Leistus* sp. und ein *Bembidion* aus der Verwandtschaft des *bipunctatum nivale* Heer.

In der alpinen Region der Ulu Dagħ dominieren also typische Steppenelemente bzw. Arten, die von solchen abstammen, während hygrophile Gebirgsarten in geringerer Zahl vorhanden sind. Diese Erscheinung steht aber im direkten Widerspruch zum rezenten Klima, das sich, da der Berg noch im Bereich der Regenzone des Marmarameeres liegt, auch im Sommer durch verhältnismäßig hohe Niederschlagssummen auszeichnet. Überdies sorgen reichliche Schneefälle im Winter für eine gleichmäßige und langandauernde Durchfeuchtung des Bodens. Das auffällige Dominieren von Steppenelementen in der alpinen Region des Ulu Dagħ läßt sich also durch die gegenwärtigen klimatischen Verhältnisse nicht befriedigend erklären, sondern dürfte vielmehr mit einer Versteppungskatastrophe zusammenhängen, durch die in früheren Zeiten einmal die in der alpinen Region der westanatolischen Hochgipfel lebende hygrophile Gebirgsfauna bis auf ganz geringe Reste vernichtet wurde.

Im Zusammenhang mit der vermutlichen Devastierung der hygrophilen Hochgebirgsfauna sei noch erwähnt, daß man innerhalb der Endemiten der *Juniperus nanus*-Zone altersmäßig zwei Gruppen unterscheiden kann, nämlich die Überreste einer alten Gebirgsfauna mit zum Teil in systematischer Hinsicht sehr isoliert stehenden Formen und dann noch ein wesentlich jüngeres Faunenelement mit Arten, deren (zum Teil sehr nahe) Verwandte in den zentralanatolischen Steppen bzw. im östlichen Mittelmeerraum leben. Typisch alte Elemente innerhalb der westanatolischen Hochgebirgsfauna sind z. B. die *Pterostichus*-Arten aus dem sehr isoliert stehenden Subg. *Haptotapinus* Rt., ferner die *Bembidion*-Arten aus der Verwandtschaft des *menetriesi* Kol. und *turcicum* Gemm. & Har. etc. Wesentlich zahlreicher treten altertümliche Reliktformen in der Bergwaldzone und im Bereich der Buchenwälder auf, wo u. a. auch eine sehr artenreiche endemische Blindkäferfauna lebt.

Die einzelnen Höhenstufen sind in den westanatolischen Gebirgen relativ scharf voneinander geschieden und es gibt nur ganz wenige weit verbreitete Arten (*Trechus quadristriatus* Schrank, *Coccinella 7 punctata* L. etc.), die über sämtliche Höhenstufen gleichmäßig verbreitet sind. Unter den montanen Arten findet man selbst solche relativ selten, die zwei oder drei Höhenstufen — also etwa die *Fagus orientalis* und die *Abies bornmülleriana*-Zone — gleichzeitig bewohnen, während der unter den petrophilen Koleopteren der Alpen häufige Typus einer Vertikalverbreitung, die von der untersten collinen bis in die alpine Stufe emporreicht, in den westanatolischen Gebirgen anscheinend fehlt (vgl. Tabelle 1). Auf Grund der charakteristischen Tier- und Pflanzengesellschaften kann man am Ulu Dagħ die nachfolgenden Höhenstufen unterscheiden³:

1. Zone der immergrünen Macchien und Ölgärten (Mediterrane Stufe, 0 bis 400 m).

Höhenstufe mit reicher mediterraner Fauna. Dem Reichtum der Nährpflanzen entsprechend dominieren hier die phytophagen Arten. Die sublapidicole und terricole Fauna ist dagegen relativ schwach entwickelt. Nach oben zu geht diese Zone stellenweise in trockene Felsenheiden über, die ebenfalls eine sehr charakteristische Fauna (*Pachyscelis symrnensis* Kr. etc.) besitzen. Typische Bewohner der mediterranen Stufe sind u. a.: *Carabus cerysii* Dej., *Calathus syriacus* Chaud., *Julodis ehrenbergi* Lap., *Capnodis porosa* Klug., *cariosa* Pall., *Scarabaeus sacer* L., ferner einige extrem thermophile *Carterus*-, *Ditomus*-, *Dendarus*-, *Amphicoma*-, *Lixus*- und *Larinus*-Arten. Auffallend ist auch der Reichtum an diversen Meloiden, Bruchiden, *Cryptoccephalus* und blütenbesuchenden Curculioniden. Von den für die Macchienzone typischen Arten steigen nur die wenigsten in andere Höhenstufen empor.

³ Die obere und untere Grenze der einzelnen Höhenstufen schwankt selbstverständlich etwas, weshalb die hier angeführten Höhenangaben Durchschnittswerte darstellen.

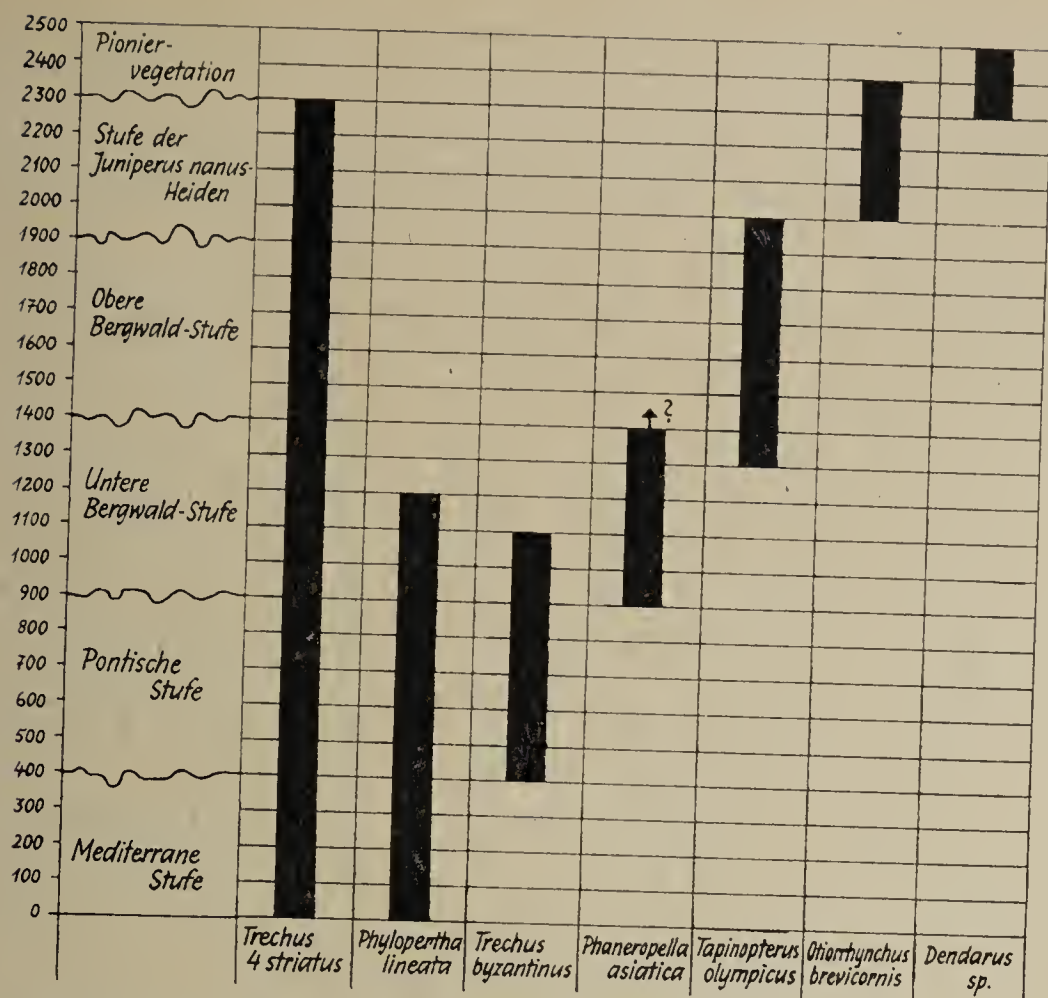


Tabelle 1: Die Vertikalverbreitung einiger charakteristischer Kolenarten am Ulu Dag

2. Zone der Edelkastanien — Hasel — Eichenhaine (Pontische Stufe⁴, 400 bis 900 m).

In dieser Stufe treten die extrem wärmeliebenden Formen bereits deutlich zurück. Auch die phytophagen Arten sind weniger zahlreich vertreten als in der Macchienstufe. Sehr artenreich ist dagegen die Bodenfauna entwickelt, unter der vor allem die mikro- und anophthalmen *Langelandia*-, *Anommatus*- und *Curculioniden*-Arten auffallen. Typisch für diese Stufe sind ferner: *Procerus scabrosus sommeri* Mannh., *Trechus byzantinus* Apfelb., *Trimium diana* Sahlb., *Nanophthalmus turcicus* Rtt. ssp. *Staphylinus integer* Ab. etc.

3. Zone der *Fagus orientalis* (Untere Bergwaldstufe, 900 bis 1400 m).

Zone mit reicher montaner Waldfauna. Terricolfauna sehr gut entwickelt, jedoch in arten- und teilweise sogar in gattungsmäßiger Hinsicht von der Pontischen Stufe verschieden. Zahlreiche Blindkäfer. Typische Arten, die anscheinend sowohl in der Pontischen Stufe als auch in den oberen Bergwäldern fehlen, sind u. a.: *Euconnus* sp. (blinde Form aus der Verwandtschaft des *bodemeyeri* Rtt.), *Phaneropella turcica* Rtt., *Leptusa* sp., *Sipalia* sp., *Chaetonyx* sp., *Bythinus* sp.

An felsigen trockenen Abhängen treten an Stelle der Buche manchmal auch ausgedehnte Bestände von *Pinus nigra* und *Crataegus montanus* auf, die eine sehr typische xerophile Fauna (*Cymindis lineata* Quens., *Brachynus peregrinus* Apfelb. etc.) besitzen. Vereinzelt leben hier auch wärmeliebende Arten, die ansonsten nur in tieferen Lagen vorkommen (*Phylopertha lineata* Burm. u. a.).

4. Zone der *Abies bornmülleriana* (Obere Bergwaldstufe, 1400 bis 1900 m).

Zone mit typisch subalpiner Waldfauna, die hinsichtlich ihrer Zusammensetzung eine gewisse Ähnlichkeit mit der Fauna der subalpinen Alpenwälder besitzt. Typische Bewohner dieser Höhenstufe sind u. a.: *Tapinopterus olympicus* Kr., *Pterostichus acrogonus* Chd., *Orestia olympica* Friv., *Otiorrhynchus frater* Strl., *Leistus spinibarbis* ssp., verschiedene *Bembidion*-Arten, ein ungeflügelter *Byrrhus* sp., *Laena* sp. etc.

Stellenweise werden die *A. bornmülleriana*-Wälder von Gras- und Felsenheiden unterbrochen, deren Fauna sich hauptsächlich aus Arten der Gattung *Zabrus*, *Calathus*, *Harpalus*, *Brachycerus*, *Dorcadion*, *Pedinus* und *Gonocephalum* zusammensetzt.

⁴ Diese Wälder lassen sich in faunistischer Hinsicht am besten mit den unteren Laubwäldern der Pontischen Gebirge vergleichen.

5. Zone der *Juniperus-nanus*-Heiden mit eingesprengten Schneetälchen (1900 bis 2300 m).

Diese Zone, welche lagemäßig dem alpinen Grasheidengürtel unserer Alpen entspricht, wurde bereits früher eingehend charakterisiert. Siehe deshalb Seite 497.

6. Zone der Pioniervegetation (Polsterpflanzenstufe, 2300 m bis Gipfel).

Siehe Seite 498.

L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

ACATAY, G., 1948. Zararli orman böcekleri teshis anartarsi; Istanbul. — Orman entomolojisi ders notlari (henüz basilmamistir). — APFELBECK, V., 1904. Die Käferfauna der Balkanhalbinsel, I., *Caraboidea*; Berlin. — BODEMEYER, E. v., 1900. Quer durch Kleinasien in den Bulghar Dag, Emendingen. — BREUNING, St., 1932—1937. Monographie der Gattung *Carabus* L. (104—110 Heft der Bestimmungstabellen der europäischen Koleopteren); Troppau. — CANAKCIOGLU, H., 1956. Bursa ormanlarinda entomolojik arastirmalar. Istanbul universitesi yayinlarindan No. 690, Istanbul. — FRANZ, H., 1943. Die Landtierwelt der mittleren Hohen Tauern. Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. 107, 552 S. — 1957. Die Höhenstufengliederung der Gebirgsfaunen Europas. Publ. del Inst. de Biol. Apl., Tom. XXVI., p. 109—115. — GANGLBAUER, L., 1915. Revision der Gattung *Zabrus* Clairv. Münchn. Kol. Ztschr., Bd. IV., 1. Lief. (Separatum!). — HOLDHAUS, K., 1927/28. Die Verbreitung der Insekten. Handb. d. Ent., Bd. 2. — 1954. Die Spuren der Eiszeit in der Tierwelt Europas. Abh. Zool.-Bot. Gesellsch., Bd. XVIII., Wien. — 1954. Über die zoologischen Argumente für die Existenz einer postglazialen Wärmeperiode. Angew. Pflanzensoz., Festschr. Aichinger, 1., p. 283—290. — JEANNEL, R., 1927/28. Monographie des Trechinae. L'Abeille, Vol. 33. — RICKLI, M., 1943—1947. Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer; Bern. — SAATCIOGLU, F., 1946. Uludag'in orman rejyonlari (Düsey orman zonlari), Ankara Y. E. Z. Dergisi, Cilt: 5. — SCHATZMAYR, A., 1942/43. Bestimmungstabelle der Pterostichinae: *Pterostichus* Bon. und *Tapinopterus* Schaum, Bestimmungstabellen der Kol. Rundsch., 5. Heft (2 Teile), Wien. — SCHWEIGER, H., 1955. Die Artsystematik und Verbreitung der subalpinen *Trechus*-Arten der Ostalpen. Entom. Bl. 51, p. 144—181. — 1957. Das Phänomen der warmen Hangstufe in den Alpen. Ber. 8. Wandervers. Deutsch. Entom., p. 54—70. — 1958. Über einige von der Skottsbergexpedition im Antarkto-Archiplate-Gebiet aufgesammelte Koleopteren. Ark. f. Zool., Bd. 12, No. 2. — 1958. Auftreten und Verbreitung von schädlichen Lamellicorniern in Österreich. Faunistik der mitteleurop. Käfer, Bd. VI.

ÉCOLOGIE ET RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE D'ENOICYLA PUSILLA BURM. (Trichoptère Limnophilidae)

S. KELNER-PILLAULT

Laboratoire d'Entomologie, Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris (France)

Enoicyla pusilla Burmeister n'est pas le seul Trichoptère entièrement adapté à la vie aérienne mais il est le seul d'Europe dont la larve vive loin de l'eau¹; de plus cette espèce est de beaucoup la mieux connue. A tous les stades, ses exigences écologiques étroites l'empêchent d'étendre son aire de répartition actuellement très disjointe. Sa répartition géographique en France et quelques données géologiques permettent de déterminer les facteurs qui ont aidé à sa dispersion et posent le problème de son adaptation progressive à la vie aérienne. *Enoicyla pusilla* Burm. mérite donc d'attirer l'attention aussi bien de l'écologiste que de l'évolutionniste.

¹ Deux autres Trichoptères présentent aussi une adaptation à la vie aérienne ce sont:

Enoicylopsis peyerimhoffi Navas, d'Afrique du Nord (voir Lestage: Notes Trichoptérologiques, Bull. et Ann. Soc. ent. de Belgique, 1933, 73, p. 200) et *Xiphocentron Sturmi* Ross, en Colombie (voir Helmut Sturm: Zool. Jahrb., 1959, 87, p. 387—394).

I. Exigences écologiques d'En. pusilla Burm.²

Pour survivre, cette espèce requiert à tous les stades biologiques une forte humidité (90—95, H. R.) mais périt en atmosphère sursaturée. On la trouve communément près du sol des forêts, dans divers biotopes restreints mais hygrothermo-stables.



Carte schématique de France avec les contours des massifs hercyniens. Les triangles indiquent les centres de récoltes d'*Enoicyla pusilla*. Les cercles indiquent les centres dépourvus d'*Enoicyla pusilla* en raison des remaniements tectoniques tertiaires et quaternaires.

Les adultes apparaissent à l'automne et ne vivent que quelques jours. La femelle aptère ne s'éloigne généralement pas de plus d'un mètre de son lieu de naissance. Elle erre lentement sur les mousses, parfois sur les feuilles mortes ou se tient immobile au sommet d'une herbe jusqu'à l'accouplement. Sitôt après, elle dépose ses œufs et meurt quelques jours plus tard. Le mâle ailé ne vole jamais à plus d'un demi-mètre au-dessus du sol. Pendant les journées ensoleillées, il reste dans les zones d'ombre mais il est surtout agité par temps couvert. Le peu d'activité qu'il déploie est destinée à rejoindre les femelles. Les adultes sont donc incapables d'assurer la dispersion de l'espèce.

Les œufs sont toujours fixés en un lieu humide, souvent sur une touffe de mousse, parfois sous une pierre.

² Voir S. Kelner-Pillault: Biologie, Ecologie d'*Enoicyla pusilla* Burm; Année Biologique, 1960, fasc. 1—2, p. 51—99.

Les jeunes larves naissent à la fin de l'automne ou même en hiver. Pour hiverner, elles ne se réfugient dans des gîtes bien isolés que si la température est inférieure à 5° C. Leur croissance, d'abord lente en janvier et février, est excessivement rapide en mars, et presque terminée en avril. Pendant les fluctuations climatiques elles migrent d'un biotope à l'autre pour trouver des abris où leurs exigences hygrothermiques étroites sont réalisées. On peut les récolter tantôt entre les feuilles mortes, tantôt sur la mousse des troncs et, par temps très sec, dans le terreau des cavités d'arbres ou sous les coussinets de mousse. Tous ces gîtes existent dans un rayon de moins de 2 mètres autour de leur lieu de naissance. Avant la fin du printemps leur croissance est terminée. Elles s'enfouissent à quelques centimètres soit dans le terreau des trous d'arbres soit dans un sol meuble et frais. Là, elles subissent une longue diapause estivale qui se termine par la nymphose en septembre-octobre.

La nymphe est prisonnière dans l'étui larvaire fermé à chaque extrémité par un opercule de soie. Après un mois d'immobilité, elle découpe l'opercule antérieur, quitte le fourreau et chemine vers la surface du sol où l'adulte se libère.

A tous les stades biologiques, *Enoicyla pusilla* est donc incapable d'accroître son aire de répartition. Elle est adaptée à la vie aérienne mais supporte très mal la saison sèche des climats actuels et périt quand elle est immergée. Pour subsister dans les régions tempérées où on la trouve actuellement en abondance, elle présente un cycle biologique différent de la plupart des espèces de la même famille et se réfugie dans des biotopes restreints où ses exigences microclimatiques sont réalisées.

II. Répartition géographique d'*En. pusilla* Burm.

Enoicyla pusilla a été signalée dans divers pays d'Europe: Autriche, Allemagne, Hollande, Suisse, Belgique, Angleterre et France. Je n'étudierai en détail que sa répartition en France, souhaitant que des recherches semblables soient effectuées dans les autres pays où sa présence est certaine.

En France, outre les 13 captures mentionnées par les auteurs antérieurs², j'ai trouvé les larves d'*En. pusilla* dans 84 stations réparties en 20 départements. Ces stations peuvent être groupées en 2 séries,

- 1° les forêts situées sur les vestiges de la chaîne hercynienne, principalement les châtaigneraies du Massif Central,
- 2° les forêts d'essences diverses qui poussent sur les sédiments sablonneux tertiaires.

Les châtaigneraies du Massif Central sont presque toutes sur les flancs des vallées profondes creusées dans les schistes cristallophyliens du vieux socle hercynien.

Pour se maintenir sur ces pentes abruptes, les larves d'*Enoicyla* se réfugient sur des plateformes horizontales de quelques décimètres carrés abritées de l'érosion et des pluies soit par un surplomb rocheux, soit par les départs de grosses racines. Par contre 35 recherches effectuées à la même époque dans des châtaigneraies situées sur des granites intrusifs n'ont fourni aucune larve. D'après les géologues ces granites ont été injectés dans les roches anciennes, au Tertiaire, pendant les plissements alpin et pyrénéen. De même 10 recherches négatives ont été effectuées dans les forêts d'Auvergne qui recouvrent les coulées volcaniques émises au Tertiaire et au Quaternaire. Dans le Massif Central *Enoicyla pusilla* paraît liée aux Terrains primaires.

Des constatations semblables ont été faites sur d'autres lambeaux des montagnes anciennes. Dans le Massif Armoricaïn, à 7 Km. de Rennes, M. Maillet a trouvé des

larves dans une forêt dont le sol est composé de schistes briovériens avec placage de limon.

Dans les Pyrénées, près d'Artigue-du-Prat, Despax a capturé des mâles sur des schistes siluriens, au voisinage d'une fontaine ferrugineuse.

Cependant dans les Alpes, près de Grenoble, le Professeur Dorier, à plusieurs reprises, a trouvé des larves sur des alluvions morainiques descendues d'un îlot de micaschistes et de houiller Stéphaniens.

De même en Lorraine, le Professeur Rémy a bien voulu me signaler 4 stations, assez proches des restes de la chaîne hercynienne, toutes situées sur des terrains sédimentaires résultant de son érosion.

Les lieux de captures des Alpes et de Lorraine permettent de penser qu'*Enoicyla pusilla*, espèce presque fixée, a pu au cours des temps géologiques augmenter son aire de répartition en suivant la descente des sédiments. Deux autres exemples précis montreront qu'au Tertiaire les phénomènes d'érosion consécutifs aux plissements alpin et pyrénéen, l'ont entraînée loin des restes des montagnes anciennes.

En Périgord, les vallées sèches et les terrasses des vallées actuelles conservent les restes d'un revêtement détritique de « sables sidérolithiques » descendus du Massif Central à l'Eocène supérieur. Sur ces terrains sablonneux végètent de vieilles châtaigneraies où l'on trouve les larves d'*Enoicyla pusilla* en abondance pendant les premiers mois de l'année. Les fonds de vallées sèches sont les mieux peuplés. Dans les bois voisins, quand la couverture sidérolithique a été décapée par l'érosion, *Enoicyla pusilla* est introuvable.

Sur le flanc Sud-Ouest du Massif Central à la fin de l'éocène, cette espèce est descendue vers le bassin d'Aquitaine avec le revêtement détritique, apportée par les fleuves largement étalés sur le substratum calcaire émergé. A cette époque, dans le Périgord, l'espèce devait prospérer sur de vastes étendues; ultérieurement, l'érosion n'a laissé subsister que de maigres îlots de sables sidérolithiques et c'est là seulement que les larves d'*Enoicyla* survivent.

Des phénomènes similaires se sont produits au Miocène sur le flanc Nord du Massif Central. Un vaste fleuve de boue précurseur du Cher et de la Loire, rejoignait le cours de la Seine au Nord Ouest de Paris et se jetait dans la Manche entre le Havre et Dieppe. Il a déposé les « sables de Sologne » qui couvrent une grande partie de la Sologne et de la forêt d'Orléans et constituent actuellement des gisements isolés sur le plateau de Beauce et l'Ouest du Bassin de Paris jusqu'aux environs de Dieppe et du Havre.

Si un peuplement forestier ancien existe sur ces sables, on y trouve des larves d'*Enoicyla* mais des phénomènes géologiques divers qui se sont produits au Quaternaire ont fait disparaître l'espèce en de nombreux points. Pendant les glaciations, le recouvrement des vallées a largement échancré la couverture sédimentaire tertiaire. Ainsi *Enoicyla pusilla* a disparu dans tout le lit majeur de la Loire et de ses affluents.

L'action éolienne, longtemps ignorée n'est pas négligeable³. Au Sud de la Sologne, entre la Soudre et la Reyre, des sables éoliens, ont recouvert des formations miocènes par des épaisseurs pouvant atteindre 10 à 20 mètres. Dans toute cette partie Sud de la Sologne, les étendues boisées sont dépourvues d'*Enoicyla*. Enfin sur les sables mio-

³ Voir G. Denizot: L'établissement du Bassin de la Loire dans la région orléanaise. Bull. Association des Naturalistes orléanais, avril 1960, n° IX.

cènes, dans les parcelles déboisées par l'homme ou temporairement inondées, l'espèce n'existe plus.

Ces quelques données montrent clairement qu'au milieu de l'aire tertiaire, *Enoicyla pusilla* avait atteint son maximum d'extension en France. Dès la fin de cette même période et surtout au Quaternaire, l'érosion, l'action éolienne et le déboisement ont fragmenté son aire de répartition. Cette espèce est donc une relictte au sens défini par le Professeur Jeannel.

III. Esquisse paléobiologique d'*En. pusilla*

Les faits précédemment exprimés, mis on évidence par 175 sondages effectués dans les forêts de France, permettent de tracer une esquisse de l'évolution de ce Trichoptère.

Sa présence sur les vestiges de la chaîne hercynienne lui confère une grande ancienneté. Les sables sidérolithiques du Périgord, datés de l'Eocène, ont commencé d'accroître son aire de dispersion. L'espèce est donc apparue au cours de l'ère secondaire sur les flancs des vallées creusées dans le vieux socle hercynien émergé depuis la fin de l'ère primaire. Elle vivait au voisinage de l'eau comme le font actuellement les autres Limnophilides. Au miocène, les sables subfluviaux de Sologne ont transporté ses larves jusqu'aux environs de Dieppe. Jusqu'au miocène, les larves d'*Enoicyla pusilla* étaient donc aquatiques ou du moins pouvaient supporter l'immersion puisqu'elles ont été transportées hors des montagnes anciennes par des cours d'eau ou des boues.

Dès la fin de l'ère tertiaire, l'assèchement lent des nappes sédimentaires qui avaient entraîné ses larves et le recreusement des vallées sur les flancs desquelles on la trouve, ont déterminé son éloignement du milieu aquatique.

Comment ses larves, primitivement aquatiques, ont-elles pu survivre?

L'assèchement lent des boues miocène de Sologne pendant la régression pontique permet de penser que l'insecte qui leur est lié n'est pas passé brusquement de la vie aquatique à la vie aérienne. *Enoicyla pusilla* a franchi l'étape intermédiaire entre l'eau et l'air, à la fin du Tertiaire, dans le sol; actuellement elle y retourne encore pour deux périodes critiques de son cycle biologique, la diapause estivale et la nymphose. Ceci vient confirmer l'hypothèse de Ghilarov exprimée au précédent congrès⁴.

Les paléoclimats qui se sont succédés depuis la fin de l'ère tertiaire pendant plus d'un million d'années, lui ont permis de survivre mais non de devenir une espèce eurytope. Elle est restée stenohygrobionte et sa larve a perdu la capacité de vivre dans l'eau.

Cette évolution si lente n'est pas la preuve d'une insensibilité à l'influence du milieu. Les climats actuels qui durent depuis la fin des glaciations, ont marqué l'espèce puisqu'au laboratoire les diverses souches conservent le rythme saisonnier de leur région d'origine. L'influence du milieu sur son évolution est donc indéniable mais pour être efficace elle requiert une action constante pendant des temps considérables. Le rôle du facteur temps, souvent invoqué, est particulièrement évident dans le cas précis d'*Enoicyla pusilla*.

⁴ Voir M. S. Ghilarov: L'importance du sol dans l'origine et l'évolution des Insectes. Proc. 10^e Congrès international d'entomologie, vol. 1, p. 443—451.

EINIGE CHARAKTERISTISCHE EIGENHEITEN DER DIPTERENFAUNA DES NORDWESTENS VON EUROPÄISCH-USSR

A. A. STACKELBERG

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

Die Dipterenfauna des nordwestlichen Teiles von Europäisch-USSR ist in den letzten Jahrzehnten ziemlich intensiv erforscht worden; die Anzahl der zur Zeit für diese Gegenden bekannten Dipteren übersteigt 3000 Arten.

Höchstwahrscheinlich hat der größte Teil dieser Arten die obengenannten Gegenden erst nach dem Ende der Eiszeit besiedelt; für die an den Wald gebundenen Formen kann man das sicher annehmen. In diesen Gegenden überlebten die Eiszeit wohl nur an das Wasser, besonders an die Meeresküsten gebundene Arten. Die nacheiszeitliche Besiedlung durch Dipteren fand erst allmählich und in mehreren Etappen statt. Den Kern unserer Dipterenfauna bilden Waldformen, doch sind die Artenkomplexe des Nadel- und des Mischwaldes zu verschiedener Zeit erschienen. Die Dipterenfauna der für diese Gegenden charakteristischen intrazonalen Biotope ist äußerst eigenartig und besitzt ein relikartiges Gepräge. Waldlose Flecken mit sandigem Boden weisen Formen auf, welche wahrscheinlich nur während der nacheiszeitlichen xerothermen Periode erscheinen konnten, die Moore sind mit arktischen Formen besiedelt, die Fauna der Flußtäler stammt wohl hauptsächlich von der atlantischen Periode her. In demselben Zeitabschnitt ist wohl auch die Besiedlung unserer Gegenden durch Arten ostsibirischen Ursprunges erfolgt.

NOTES ON THE COMPOSITION OF THE DIPTEROUS FAUNA OF MADAGASCAR

B. R. STUCKENBERG

Manuskript nicht eingelangt.

ABSTRACT

Brief reference is made to the uneven development of knowledge regarding the dipterous fauna of Madagascar. The composition of the fauna at the family level is then outlined. Nearly all of the families represented in Africa occur also in Madagascar, but there are some noteworthy exceptions such as Mydidae, Erinnidae, Solvidae and Tanyderidae.

The general affinities of the fauna are discussed, and attention is directed to an overwhelming kinship with Africa south of the Sahara. In some groups, such as Chironomidae, there are many species in common. There is a well-marked bond between Madagascar and West Africa in certain groups considered to be primitive, eg. Anisopodidae. A circum-Indian-Ocean track connecting Madagascar, the east coast of Africa, Seychelles and the Orient, is shown by some groups, especially littoral forms. Affinities with South Africa do not appear very marked, and certain relic genera there (eg. Atherimorpha) are not known from Madagascar. Madagascar in turn possesses ancient relic groups with far-flung relationships (eg. in Blepharoceridae).

The composition of the Fauna is then discussed in relation to present-day ecology of the island, and the importance of the forest biome is stressed.

LA RÉPARTITION ET L'IMPORTANCE DES SIMULIES (Diptera, Simuliidae) EN YUGOSLAVIE

VERA ZIVKOVITCH

Service de parasitologie et de microbiologie de l'Institut de recherches médicales de l'Académie serbe des Sciences, Belgrade

La faune des Simulies de Yougoslavie est assez riche et variée, ce qui est compréhensible si l'on prend en considération la situation géographique de ce pays et le fait que d'après l'hétérogénéité de ses territoires biogéographiques, il se range parmi les premiers en Europe. Il est suffisant de mentionner qu'en Yougoslavie, aussi bien au point de vue de la faune que de la flore, des éléments très divers y sont représentés, des arcto-alpins typiques aux véritables méditerranéens, steppiques, semi-désertiques et désertiques.

Les simulies de toute la Yougoslavie ne sont pas encore étudiées dans leur totalité. Nous exposerons ici les données sur la capture de ces insectes en Macédoine, en Serbie y compris la plaine pannonienne (Vojvodina) et la Bosnie, c'est-à-dire dans la partie méridionale, orientale et centrale (environ 140.000 km²). Ces données sont basées sur le matériel capturé dans 175 fleuves et rivières, petites rivières et ruisseaux, dont 102 se trouvent en Serbie, 52 en Bosnie et 21 en Macédoine. Le plus grand nombre des cours d'eau examinés appartiennent à la partie orientale. Dans la majorité des cas ce matériel a été recueilli dans les régions de plaine d'une altitude de 30 à 450 mètres, moins souvent à l'altitude de 450 à 800 mètres et seulement exceptionnellement à des stations se trouvant de 800 à 1.950 mètres.

Jusqu'à présent, les simulies suivantes ont été trouvées: *Prosimulium hirtipes* Fries, *Pr. hirtipes* var. *arvernense* Grenier, *Pr. rufipes* Meigen, *Cnephia blanci* Grenier et Théodoridès, *Simulium degrangei* Dorier et Grenier, *S. maculatum* Meigen, *S. latipes* Meigen, *S. costatum* Friederichs, *S. angustitarsis* Lundström, *S. aureum* Fries, *E. codreanui* Serban, *S. equinum* Linné, *S. equinum* var. *mediterraneum* Puri, *S. salopiense* Edwards, *S. salopiense* forme *danubiense* Zivkovitch, *S. auricoma* Meigen, *S. erythrocephalum* de Geer, *S. ornatum* Meigen, *S. variegatum* Meigen, *S. monticola* Friederichs, *S. bezzii* Corti, *S. venustum* Say, *S. tuberosum* Lundström, *S. paramorsitans* Rubtzov, *S. rupicolum* Séguy et Dorier, *S. simici* Zivkovitch, *S. ibariense* Zivkovitch et Grenier, *S. reptans* Linné, *S. reptans* var. *galeratum* Edwards et *S. colombaschensis* Fabricius.

De toutes les simulies citées, c'est *S. ornatum* que l'on rencontre le plus souvent et dont la présence a été constatée presque dans les $\frac{2}{3}$ des cours d'eau examinés. Cette simulie est en Yougoslavie non seulement la plus répandue, mais, à beaucoup d'endroits, elle est aussi la plus nombreuse, si bien que dans quelques ruisseaux et pendant certains mois, c'est elle que l'on rencontre presque exclusivement.

Au second rang, d'après sa répartition, se place *S. reptans*, dont les larves et les nymphes ont été rencontrées dans 58 rivières et ruisseaux sur les 175 contrôlés. Après les espèces mentionnées, d'après leur fréquences, les simulies suivantes se rangent comme il suit: *S. equinum* var. *mediterraneum*, *S. salopiense* forme *danubiense*, *S. variegatum*, *S. aureum*, *S. bezzii*, *S. degrangei* et *S. monticola*. Les autres sont plus rarement représentées et quelques unes ne le sont qu'exceptionnellement. Cela s'applique principalement à *S. erythrocephalum*, *E. codreanui*, *S. paramorsitans* et *S. simici*, qui n'ont été rencontrées que dans deux ou trois ruisseaux ou petites rivières, ordinairement dans ceux se trouvant à proximité. C'est aussi le même cas avec les représentants du genre *Prosimulium*, dont il faut en premier lieu attribuer la rareté des captures au petit nombre de stations de montagnes contrôlées, pour lesquelles ces simulies sont caractéristiques.

Il est connu que *S. equinum* var. *mediterraneum* se trouve très fréquemment dans l'Afrique du Nord et que cette simulie, par rapport aux autres, vient en première place. Il en est de même aussi pour les parties méditerranéennes et sous-méditerranéennes

de Yougoslavie, dans lesquelles la Macédoine seule a été examinée. En Serbie, cette variété est moins répandue, ce qui est aussi le cas en Bosnie, avec cette seule différence qu'en allant vers l'ouest elle diminue. Tout comme cette simule, *S. aureum*, *S. bezzii* et *S. salopiense forme danubiense* sont jusqu'à un certain point aussi répandues et aussi nombreuses, mais avec cette remarque que dans certaines régions de la Serbie orientale cette dernière simule y est plus fréquente que *S. equinum var. mediterraneum*.

Contrairement aux simules mentionnées, *S. degrangei*, *S. reptans*, *S. variegatum*, *S. monticola* et *S. rupicolum* se rencontrent beaucoup plus rarement en Serbie et en Macédoine, surtout en ce qui concerne la dernière. Cependant, en allant vers l'ouest non seulement le nombre de leurs stations augmente nettement, mais encore la densité de leur population.

Une telle répartition des deux groupes des simules cités s'explique en premier lieu par les caractères biogéographiques et écologiques de ces régions. Dans le plus large sens du mot, la partie centrale (Bosnie) des territoires examinés de Yougoslavie appartient principalement aux sous-provinces biogéographiques balkaniques des forêts médio-européennes et des forêts européennes du type taïga, sur des terrains où prédominent les collines et les montagnes, et couverts de forêts d'arbres à feuilles caduques et de conifères. Pourtant, dans la partie orientale, et surtout méridionale, prédominent les territoires des sous-provinces des forêts sous-méditerranéo-balkaniques et des sous-provinces steppiques dans les régions de plaines et de collines. De plus, il est important de rappeler encore, que dans cette dernière partie, se trouvent aussi des territoires de la sous-province des forêts et des maquis péri-méditerranéens qui, sous forme d'oasis, sont incrustés à certains endroits, en premier lieu le long des rivières et surtout dans leurs gorges, justement là où les simules ont été principalement récoltées. Cependant, de telles oasis se rencontrent rarement en Bosnie.

En rapport à ce qui vient d'être dit, les types de cours d'eau des régions étudiées se distinguent aussi écologiquement. Dans la majorité des stations examinées, les rivières et les ruisseaux dans la partie méridionale et orientale de Yougoslavie ont un courant modéré et une température de l'eau relativement élevée qui, pendant les mois d'été, dépasse souvent 20° C. Dans la partie centrale, les cours d'eau ont ordinairement un courant plus vif et une température de l'eau plus basse qui, en été, n'atteint que de 9° C à 15° C, plus rarement 15° C à 18° C. Ces eaux, bien qu'elles aient été aussi examinées principalement dans les plaines, ont en général, le caractère des cours d'eau typiques de colline et de montagne.

Il est intéressant de rappeler la présence de certaines espèces comme, par exemple *Cn. blanci* qui, jusqu'à présent, n'a été rencontrée qu'au Maroc, et en Europe en Yougoslavie. Ici, elle a été trouvée dans une rivière de Macédoine et dans 5 rivières de Serbie, dont l'une est le Danube. Dans la partie centrale (Bosnie), la présence de cette simule n'a pas été constatée. D'autre part, *S. tuberosum* n'a été rencontré que dans cette dernière partie. Une répartition aussi singulière des espèces mentionnées indique que la première est le reliquat de la faune riveraine des anciennes montagnes méditerranéennes, tandis que la seconde est caractéristique pour les forêts du type taïga.

S. salopiense se rencontre très rarement et elle n'a été trouvée que dans 4 rivières et toujours en petit nombre. Contrairement à cela, *S. salopiense forme danubiense* se trouve très fréquemment dans certaines régions. Elle est la plus répandue en Macédoine, où sa présence a été constatée dans presque 50% des rivières examinées, en Serbie dans 27%, mais en Bosnie seulement dans 13,4%. *S. degrangei*, décrite des Alpes de Savoie, a une répartition assez étendue en Yougoslavie et elle y a été rencontrée dans tous les territoires avec cette seule différence que dans la partie centrale, elle y est beaucoup plus répandue et plus nombreuse, si bien qu'en mai, et en juin, dans certaines

stations elle est, parmi les simulies, l'espèce prédominante. Enfin, il est caractéristique pour *S. erythrocephalum* et *S. angustitarsis* qu'ils ne se trouvent que dans la partie septentrionale de la Serbie, dans la plaine pannonienne.

De toutes les simulies mentionnées, il n'y a que deux espèces en Yougoslavie qui apparaissent en grand nombre: *S. colombaschensis* (la mouche de Goloubatz) et *S. maculatum*.

S. colombaschensis est de la plus grande importance car, par les pertes qu'elle occasionne parmi les animaux domestiques, elle vient pour ainsi dire en première place, non seulement dans certains pays de la Péninsule balkanique mais aussi dans le monde entier.

Cette espèce, bien que certaines années elle apparaisse en quantités énormes, se rencontre relativement dans peu de stations. Sur 175 cours d'eau examinés, sa présence n'a été constatée que dans 12 rivières. Elle n'a jamais été trouvée dans les ruisseaux, même pas dans les affluents du Danube qui s'y jettent dans le rayon de ses gîtes les plus riches dans ce fleuve. Il faut souligner, que, même si dans certaines rivières en dehors du Danube, les gîtes de cette espèce sont assez riches, en comparaison à ceux du Danube, ils sont insignifiants. Dans ce fleuve les larves et les nymphes ont été rencontrées sur un territoire d'environ 230 km, mais les gîtes les plus riches se trouvent dans le défilé des Portes de Fer, c'est-à-dire sur une longueur de 100 km. Les stades pré-imaginaux ont été découverts en nombre énorme jusqu'à la profondeur de 10 mètres (jusqu'où j'ai fait mes recherches).

L'autre espèce qui apparaît également en masse, est *S. maculatum*. Jusqu'à présent, elle n'a été rencontrée que dans 7 rivières; les gîtes les plus riches se trouvent dans le Tamiš, rivière qui coule à travers la plaine pannonienne.

Il existe une grande différence entre *S. colombaschensis* et *S. maculatum* au point de vue de leur écologie:

1. *S. colombaschensis*, sauf dans le Danube, ne se rencontre pas dans les rivières où gîte *S. maculatum* et inversement.

2. Les gîtes les plus riches de la mouche de Goloubatz se trouvent dans le Danube, aux endroits à fond pierreux, dépourvus de végétations, avec une vitesse de courant de 1 à 2,6 mètre/seconde, la saturation d'oxygène de 92,8 à 131,7‰, les gîtes les plus riches de *S. maculatum* sont aux endroits à fond vaseux ou sableux, avec une abondante végétation, une vitesse de courant de 0,3 à 0,7 mètres/seconde, et la saturation d'oxygène de 74 à 91,3‰.

3. La plupart des années, les premières formes adultes de *S. colombaschensis* apparaissent déjà au début d'avril, mais leur éclosion en masse a lieu à la fin de ce même mois, surtout dans la première quinzaine de mai. Cependant, les premiers moucheron de *S. maculatum* éclosent plus tard, ordinairement au début de mai, et leur vol principal survient au cours de ce mois, parfois aussi dans les premiers jours de juin.

4. Dans le Danube sur les gîtes typiques, seulement sur 1 cm² de pierre, on peut compter plus de 100 larves de la mouche de Goloubatz; dans le Tamiš, sur la même surface de végétation il y a de 2 à 5 larves de *S. maculatum* au plus. En rapport avec cela le nombre de femelles attaquant les animaux, est également chez la première de ces espèces incomparablement plus élevé.

5. Ordinairement les femelles de la mouche de Goloubatz, chaque année se dispersent dans un rayon s'étendant à environ 100 km, mais les années de grandes invasions, portées par le vent, elles peuvent s'éloigner d'environ 200 km et même 300 km de leur gîtes, c'est-à-dire du Danube. Au contraire, *S. maculatum* ne s'étend que dans un petit rayon, ordinairement de 20 à 30 km.

6. La mouche de Goloubatz provoque certaines années une grande mortalité parmi les animaux domestiques, tandis qu'elle n'a pas été notée jusqu'à présent pour *S. maculatum*, sauf certaines petites pertes chez la volaille principalement parmi les canetons et les oisons.

Parmi les autres simulies suçant le sang les suivantes ont été constatées: *S. equinum* var. *mediterraneum*, *S. salopiense* forme *danubiense*, *S. equinum*, *S. ornatum*, *S. reptans*, *S. variegatum*, *S. monticola* et *S. venustum*. Le plus souvent, ce sont les deux premières de ces simulies. Parfois, dans certaines parties de Macédoine et de Serbie leur nombre est si grand que tout l'intérieur de l'oreille des bœufs et des chevaux en est recouvert. *S. ornatum* et *S. reptans* sont également nombreuses dans certains endroits.

Les femelles des autres simulies se rencontrent bien plus rarement sur le bétail. C'est le cas, en premier lieu de *S. venustum* et *S. equinum*, ce qui est compréhensible si l'on tient compte que dans les cours d'eau examinés, leurs larves et leurs nymphes ne se trouvent que rarement et en petit nombre. Mais il faut souligner que les autres espèces mentionnées suçant le sang (excepté *S. colombaschensis* et jusqu'à un certain point *S. maculatum*) et qui sont plus répandues et plus nombreuses ne représentent également aucun danger pour les animaux domestiques chez lesquels elles ne provoquent ni la mort ni d'autres troubles pathologiques graves.

ZOOGEOGRAFIA DE FORMICIDAE EN SUD AMERICA

N. KUSNEZOV, Tucuman, Argentina

La vida de las hormigas alcanza en Sud America su máximo desarrollo en las cálidas y húmedas llanuras intertropicales así como en la región del macizo brasileño moderadamente elevado sobre el nivel del mar (hasta unos 800—1000 metros). Desde aquí tanto el grado de la diferenciación faunística manifestado por la cantidad de especies como la densidad de población, van disminuyendo progresivamente tanto hacia arriba en la zona andina, como hacia las latitudes más altas en la parte extratropical del continente.

En los alrededores de San Paulo, Brasil, la fauna de las hormigas se compone según el Dr. W. W. Kempf de unas 260 especies, la provincia de Tucuman situada en el interior del continente tiene según N. Kusnezov unas 180 especies, mientras el oeste húmedo y boscoso de la Patagonia tiene tan solo 21 formas geográficas y en la Tierra del Fuego viven solamente dos especies (52°—55° lat. S.) — *Notomyrmex denticulatus* Mayr y *Lasiophanes picinus* Rog.

En lo que se refiere a la distribución vertical se observa en el Noroeste de la Argentina lo siguiente:

Zonas altitudinales	Cantidad de especies	
	absoluta	%
400—2000 metros	216	100
2000—3000 metros	43	20
3000—4600 metros	13	6

El punto más elevado donde fueron encontradas las hormigas, Mina Rumicruz en la prov. de Jujuy, Argentina, está situado a 4600 metros sobre el nivel del mar (se trata de una especie del género *Brachymyrmex*; — latitud 23° S.).

La composición sistemática de la fauna sudamericana es muy distinta de las faunas de otros continentes tanto por sus rasgos positivos manifestados sobre todo en la diferenciación de las subfamilias *Myrmicinae* y *Dolichoderinae* así como en la presencia de endémicos antiguos y modernos, como por los rasgos negativos.

Entre las *Myrmicinae* se destacan sobre todo los autoctonos sudamericanos que componen las tribus *Attini* y *Cephalotini*.

Otro rasgo sustancial de las *Myrmicinae* en Sud America es la diferenciación tanto específica como genérica de las tribus *Pheidolini* y *Solenopsidini*, cuyas áreas generales son casi cosmopolitas. Para ambos grupos Sud America representa el centro principal de su desarrollo.

Las *Dolichoderinae* que en otras partes del mundo no tienen mucha importancia, en Sud America llegan a ser dominantes (es decir elementos frecuentes y numericamente abundantes) tanto en las regiones húmedas tropicales como en las áridas extratropicales. En el valle de Amazonas los géneros *Azteca* y *Dolichoderus* con 22 y respectivamente 28 especies nominales llegan a su máxima diferenciación. Este hecho se explica en parte por ser ambos géneros arborícolas, que encuentran en las selvas amazónicas inundables y al mismo tiempo bien estratificadas condiciones más favorables que las hormigas terrícolas, las cuales en cambio se diferencian más en las planicies moderadamente elevadas como el este del Brasil y en el norte de la Argentina, lo que nos demuestra el siguiente cuadro.

Las cantidades de especies en las faunas de Amazonas, San Paulo y Tucuman.

A. Hormigas arborícolas	Amazonas	San Paulo	Tucuman
<i>Paracryptocerus</i>	17	11	8
<i>Dolichoderus</i>	22	3	—
<i>Azteca</i>	28	4	—
<i>Dendromyrmex</i>	5	—	—
Total abs.	72	18	8
%	100	25	11
B. Hormigas principalmente terrícolas (algunas especies dentro de cada uno de los géneros son arborícolas)			
<i>Pheidole</i>	15	18	18
<i>Solenopsis</i>	8	12	7
<i>Camponotus</i>	33	34	11
<i>Acromyrmex</i>	3	4	7
Total abs.	59	68	43
%	86	100	63

En la zona árida extratropical la misma subfamilia *Dolichoderinae* está representada por los géneros *Dorymyrmex*, *Spinomyrma*, *Forelius* de los cuales los dos primeros son miembros más evolucionados de un linaje determinado que se compone de los géneros *Iridomyrmex*, *Araucomyrmex*, *Dorymyrmex* y *Spinomyrma* en esta misma secuencia. La derivación queda demostrada entre otras cosas por el dimorfismo sexual de la nervadura alar, — fenómeno excepcional entre las hormigas. El siguiente esquema da una idea.

Géneros	Ambiente	Áreas
<i>Iridomyrmex</i>	húmedo. (en Sud America)	politropical
<i>Araucomyrmex</i>	semiárido	Patagonia y Chile
<i>Dorymyrmex</i>	árido	Argentina, Bolivia, Chaco paraguayo

Actualmente *Iridomyrmex* (*I. humilis* Mayr) vive en las regiones húmedas tropicales y subtropicales de Sud America, *Araucomyrmex* en la parte S. y SW. del continente

en Chile y Patagonia, *Dorymyrmex* además de la Argentina se encuentra en Bolivia y Paraguay mientras *Spinomyrma* como último miembro del linaje solamente fué encontrado en la zona árida de la Argentina.

En el territorio de Sud America podemos distinguir tres conjuntos faunísticos muy distintos entre si, a saber, primero lo que llamaremos convencionalmente la fauna mesófila brasileña (fauna neotropical propiamente dicha), luego la fauna xerófila con el mayor desarrollo en la Argentina y en fin la fauna mesófila antartándica (según la denominación habitual). La primera ocupa un área muy extensa caracterizandose por el grado máximo de su diferenciación y se compone tanto de los elementos modernos como de los antiguos, en parte relictuales. La fauna xerófila extiende su dominio sobre un área mucho menos extensa y su diferenciación es mucho inferior. En fin la fauna mesófila austral es mas pobre de todas, su área menos extensa de todas, sus componentes son de origen relativamente antiguo, y en parte tienen afinidades con las faunas de Australia y Nueva Zelandia (*Notomyrmex*, *Lasiophanes*).

Tomando la cantidad de especies de la fauna mesófila brasileña como 100 tengamos para la fauna de la zona árida no más de lo y para la fauna mesófila austral tan solo 2. Corriendo esta relación para las áreas de extensiones comparables (de mismo orden) tengamos tal vez 100—20 y 7 respectivamente.

Solamente la fauna mesófila austral tiene el límite neto de su área en la Patagonia donde la vegetación boscosa (bosques de *Libocedrus chilensis*) linda con el semidesierto de la Patagonia oriental.

Por su parte la fauna mesófila brasileña ya por los efectos de su extensión se caracteriza por la diferenciación secundaria correspondiente a la zonalidad latitudinal, lo que se manifiesta por la abundancia de los grupos arborícolas en la parte ecuatorial y por un mayor desarrollo de los grupos terrícolas en la parte tropical y subtropical del sureste del Brasil y del norte de la Argentina.

Debido al cambio muy paulatino de las condiciones ecológicas dentro del área ocupada por la fauna mesófila brasileña las unidades sistemáticas originadas en una de sus partes pueden facilmente migrar a través de esta área dando a la fauna el aspecto de cierta homogeneidad y distinguiendola en tal sentido de otras dos faunas.

Los dominantes de la fauna xerófila provienen de los elementos ancestrales pertenecientes a la fauna mesófila brasileña. A las *Attini* y al linaje *Iridomyrmex-Dorymyrmex* podemos agregar como un ejemplo más el género *Pogonomyrmex* — equivalente del género *Messor* del Mediterraneo.

El siguiente esquema de un idea de su derivación.

Géneros	Ambiente	Areas
<i>Hylomyrma</i>	húmedo	tropical (hasta Misiones en la Argentina)
<i>Ephebomyrmex</i>	húmedo-semiárido	Sud America, SW., N. America, Haïti
<i>Pogonomyrmex</i>	semiárido-árido	Dos áreas ámpliamente separadas, una en la zona extratropical de Sud America y la otra en N. America

Los elementos de la fauna austral que bajan hasta el nivel del mar cerca del estrecho de Magallanes suben a alturas progresivamente superiores hacia el norte, así que por ejemplo *Araucomyrmex tener* Mayr aparece entre Mendoza y Santiago en los Andes a unos 2600 metros sobre el nivel del mar cerca de la cadena principal (Puente de Inca) donde en el invierno se acumula la nieve. Algo similar ocurre con los elementos de la fauna xerófila los cuales del nivel del mar en la Patagonia oriental ascienden al

Altiplano del Noroeste de la Argentina y de Bolivia, mezclandose allí con los derivados de la fauna mesófila brasileña.

En su totalidad el panorama zoogeográfico general sugiere la idea de que tenemos en Sud America un poderoso centro de la evolución ocupado por el área mesófila brasileña. Este centro antiguo y al mismo tiempo muy activo actualmente manda sus emisarios hacia los ambientes menos favorables para la vida de las hormigas, — hacia el desierto, hacia alturas y hacia latitudes más altas.

ZOOGEOGRAPHY OF SOME PACIFIC DIPTERA

HARRY W. QUATE

Manuskript und Abstract nicht eingegangen

ETAT ACTUEL DE NOS CONNAISSANCES SUR LA BIOGÉOGRAPHIE DE QUELQUES MICROSTAPHYLINIDES (Coléoptères) ÉDAPHOBIES

H. COIFFAIT

Laboratoire de Zoologie de la Faculté des Sciences de Toulouse

Les Coléoptères édaphobies et en particulier les Microstaphylinides sont des relictés, pour la plupart très anciennes. Presque tous les Genres présentent une pulvérisation des espèces extrêmement poussée, s'accompagnant souvent d'ultra-évolutions fort remarquables. Ces deux caractères sont la marque de très anciennes lignées ayant atteint la phase de sénescence. Ces insectes sont par ailleurs liés à leur milieu qu'ils ne sauraient quitter et ils ne peuvent étendre leur aire de répartition que très difficilement et très lentement. Les Microstaphylinides édaphobies sont donc d'excellents indices biogéographiques.

Parmi les Coléoptères édaphobies, c'est à dire les Coléoptères dont toute la vie se déroule dans le sol et qui n'en sortent jamais, c'est la famille des *Staphylinidae* (sensu lato) qui fournit le contingent de beaucoup le plus important par le nombre de Genres et d'espèces en même temps que l'un des plus intéressants par les évolutions qu'il présente. Je ne citerai que pour mémoire les ultra-évolutions de l'organe copulateur mâle et la disparition totale de l'articulation scapulaire dans toute la sous famille des *Leptotyphlitae* dont on connaît actuellement plus de 300 espèces à peu près également réparties dans les deux tribus *Entomoculini* et *Leptotyphlini*.

A. Les Entomoculini

Par l'ensemble de leurs caractères, les *Entomoculini* apparaissent comme des endogés plus modifiés et vraisemblablement plus anciens que les *Leptotyphlini*. L'endémisme y est aussi plus poussé.

Le grand Genre *Entomoculia* Croiss. dont on connaît actuellement près de 100 espèces, se rencontre dans certaines parties de la région méditerranéenne occidentale (fig. 1).

Le Genre *Paratyphlus* Norm. (fig. 1), compte beaucoup moins d'espèces connues que le Genre *Entomoculia* qu'il semble remplacer de l'Ebre à Gibraltar ainsi qu'aux



Fig. 1. Carte de répartition des *Entomoculini*.

En hachures: Genre *Entomoculia*. En noir: Genres *Mesotyphlus* (1), *Paratyphlus* (2), *Metatyphlus* (3), *Cephalotyphlus* (4), *Allotyphlus* (5) et *Cyrtotyphlus* (6).

Baléares; mais il cohabite avec lui en Catalogne et en Afrique du Nord. Dans les Alpes maritimes, l'Apennin Ligure et la Corse, se rencontre le Genre *Mesotyphlus* Coiff. (fig. 1), aux espèces peu nombreuses, cohabitant lui aussi avec le Genre *Entomoculia*. Au Portugal vit le Genre *Metatyphlus* Coiff., encore inédit, très voisin des *Mesotyphlus* et dont je connais plusieurs espèces.

Ces quatre Genres, *Entomoculia*, *Paratyphlus*, *Mesotyphlus* et *Metatyphlus* sont strictement localisés dans la zone de l'olivier, mais leur aire de répartition est beaucoup moins étendue que celle de cet arbre. Ils constituent un groupe d'*Entomoculini* d'origine Tyrrhénienne parfaitement caractérisé. En Corse se rencontre encore le Genre *Cephalotyphlus* Coiff. dont l'unique espèce, très localisée, est une forme aberrante. Il s'agit probablement du dernier représentant d'un phylum éteint.

A ce groupe de Genres méditerranéens occidentaux, s'oppose un groupe de Genres méditerranéens orientaux, évidemment moins bien connus, car la région méditerranéenne orientale a été beaucoup moins prospectée. Le plus important, semble-t-il, de ces Genres orientaux est le Genre *Allotyphlus* Coiff. (fig. 1), dont les espèces sont nombreuses dans les Iles Ioniennes et au Péloponnèse, mais se rencontrent aussi en Attique, en Thrace et en Anatolie centrale. Le Genre *Cyrtotyphlus* Dod., lui, peuple particulièrement la côte Dalmate et l'Istrie (fig. 1). Mais une espèce atteint les Alpes maritimes et une autre la Thrace.

Ces deux Genres *Allotyphlus* et *Cyrtotyphlus*, semblent donc constituer un groupe d'*Entomoculini* égéidiens s'opposant nettement aux *Entomoculini* tyrrhéniens. Si l'on considère la répartition d'ensemble des *Entomoculini* (fig. 1), cette Tribu apparaît donc comme strictement mésogène avec un groupe de Genres tyrrhéniens et un groupe de Genres égéidiens.

B. Les Leptotyphlini

Les *Leptotyphlini* semblent moins anciens dans le milieu endogé que les *Entomoculini*. Ils ont d'ailleurs à la surface du globe une répartition infiniment plus vaste que ces derniers.

Le Genre de beaucoup le plus important de la Tribu, par le nombre des espèces, est le Genre *Leptotyphlus* Fauv. (fig. 2), qui groupe actuellement trois sous genres, avec plus de 130 espèces connues du Portugal à la Toscane ainsi que de Corse, de Sardaigne et de l'extrême nord de la Tunisie, ce point étant la seule région d'Afrique du Nord atteinte par des représentants de la Tribu. Dans la région méditerranéenne orientale, les genres *Kenotyphlus* Coiff. d'Anatolie et *Eotyphlus* Coiff. du Liban (fig. 2), semblent être les formes vicariantes des *Leptotyphlus* occidentaux.



Fig. 2. Carte de répartition des principaux Genres de *Leptotyphlini* dans la région méditerranéenne. En hachures: Genre *Gynotyphlus*. x: Genre *Egeotyphlus*. En noir: Genres *Leptotyphlus* (1), *Kenotyphlus* (2), *Eotyphlus* (3) et *Austriacotyphlus* (4).

Les *Leptotyphlini* comptent aussi quelques Genres dont la structure des palpes maxillaires rappelle celle de *Cephalotyphlus* Corse. Ce sont le Genre *Megatyphlus* Coiff. connu d'Istrie, des Alpes de Bergame et dont deux espèces atteignent les Alpes maritimes françaises; le Genre *Egeotyphlus* Coiff. connu par une espèce de Thrace; le Genre *Austriacotyphlus* Scherp. d'Autriche, probablement importé, et le Genre *Gynotyphlus* Coiff. (fig. 2). Une mention spéciale doit être faite pour ce dernier Genre dont l'unique espèce est abondamment répandue de Bordeaux à l'Asie Mineure. Il s'agit en effet d'une forme parthénogénétique qui a dû être largement transportée par l'homme avec des plantations et s'est indigénée là où elle a trouvé les conditions écologiques lui convenant.

Si l'on considère la répartition d'ensemble des *Leptotyphlini*, on constate qu'ils occupent toute la bordure nord de la Méditerranée, en la débordant largement, l'Italie, la Corse, la Sardaigne, le Portugal. Mais on les trouve aussi sur les hautes montagnes d'Afrique centrale où vivent deux Genres monospécifiques: *Afrotyphlus* Fagel (probablement parthénogénétique) et *Kilimatyphlus* Coiff. ainsi qu'en Californie, d'où je connais un Genre *Neotyphlus* Coiff. et six autres Genres inédits.

Nous nous trouvons ici, vraisemblablement en présence d'une lignée Gondwanienne orientale ayant peuplé la région mésogéenne et ayant atteint l'Amérique du Nord.



Fig. 3. Carte de répartition des *Osoriitae* anophtalmes de la région méditerranéenne : lignée de *Cyldropsis* (hachures) et lignée de *Geomitopsis* (cercles noirs).

C. Les *Osoriitae* anophtalmes

Comme les *Leptotyphilitae*, les *Osoriitae* anophtalmes sont aussi des édaphobies anciens. Ils groupent un certain nombre de Genres dont la répartition rappelle celle des *Leptotyphlini*.

J'ai étudié dans plusieurs notes les *Osoriitae* anophtalmes de la région méditerranéenne (fig. 3) et G. Fagel a publié une étude sur les *Osoriitae* du Congo Belge où des formes anophtalmes existent aussi. Dans la région méditerranéenne, j'ai indiqué deux phylums que G. Fagel a également reconnus dans la faune du Congo Belge.

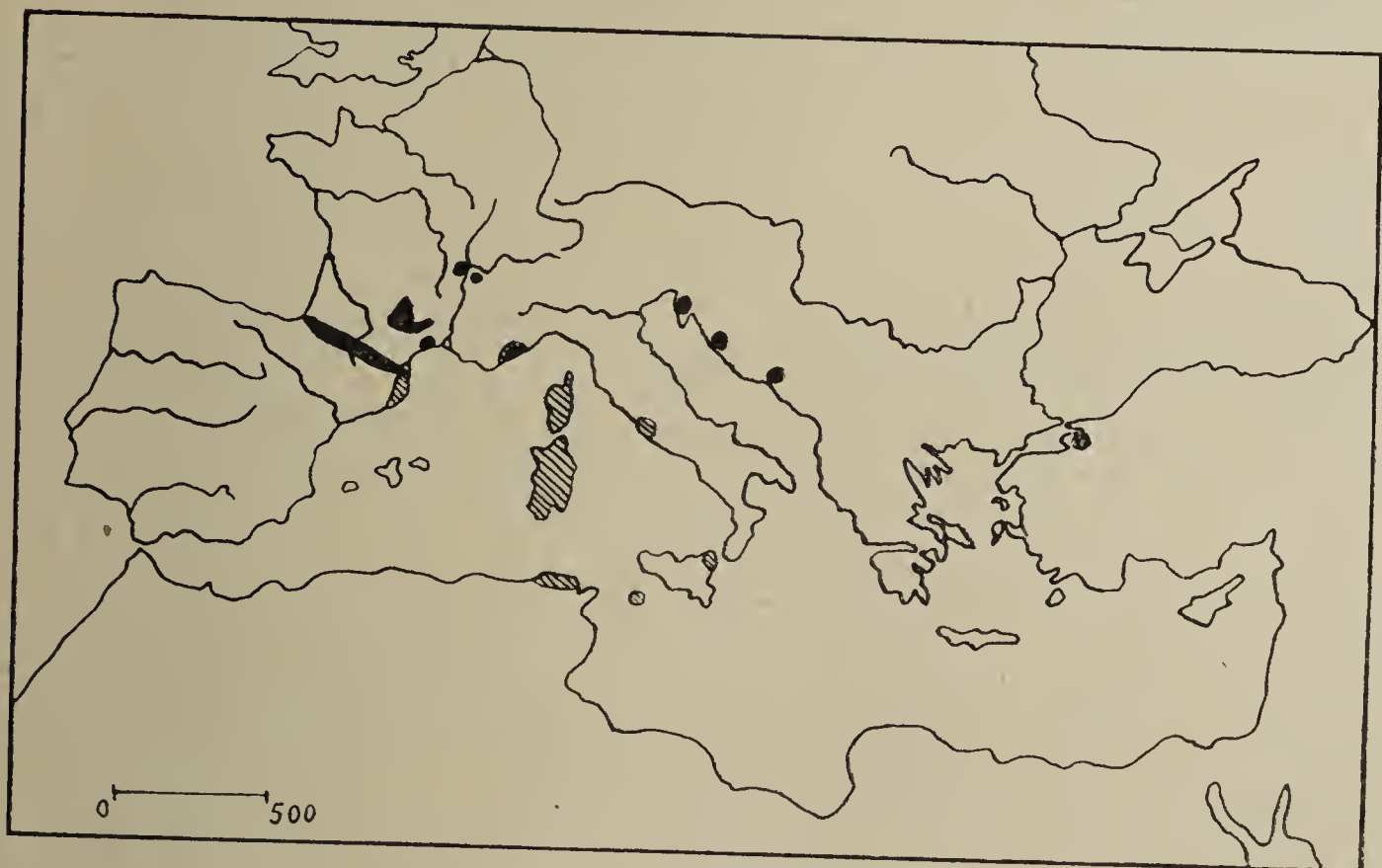


Fig. 4. Carte de répartition des *Octavius*.
En noir : espèces de la section I ; en hachures : espèces de la section II.

La première des deux lignées méditerranéenne est celle de *Cylindropsis*. Elle comprend sept Genres, avec au total une quinzaine d'espèces connues de la région méditerranéenne occidentale, des Iles Ioniennes et du Portugal. La lignée est représentée en Afrique orientale par six Genres, tous différents de nos Genres Européens.

Le second Phylum est celui de *Geomitopsis* qui ne comprend que ce Genre et le Genre *Numidotyphlus*. Le Genre *Geomitopsis* compte cinq espèces connues de la Catalogne au Liban, alors que le Genre *Numidotyphlus* n'a qu'une espèce connue de Tunisie. En Afrique orientale, la lignée n'est représentée que par une seule espèce appartenant au Genre *Geomitopsis*.

Les *Osoriini* édaphobies de la région méditerranéenne apparaissent donc comme étant d'origine Gondwanienne orientale. Ils ont dû peupler la Mésogéide de la fin du Secondaire tout comme les *Leptotyphlini*.

D. Les Octavius

On connaît une vingtaine d'espèces, toutes endémiques, appartenant à ce Genre. Elles se groupent en deux lignées bien distinctes par tout un ensemble de caractères (fig. 4). L'une des lignées (section II de ma Révision des *Octavius*) groupe des espèces qui, par l'ensemble de leurs caractères, apparaissent comme plus anciennes dans le milieu endogé, que les espèces de l'autre lignée (section I).

Les formes de la section II, vivent dans la région tyrrhénienne, soit sur les terres de l'ancienne Tyrrhénide, soit sur des terres voisines. Au contraire, celles de la section I, habitent toute la partie septentrionale de la région méditerranéenne, du Pays Basque au rivage sud de la mer de Marmara.

CONCLUSION

En l'état actuel de nos connaissances, il apparaît que les *Staphylinidae* édaphobies de la région méditerranéenne semblent appartenir à des phylums extrêmement anciens qui peuplaient la Mésogéide dès la fin du Secondaire. Après les transgressions qui au Lutétien ont coupé la Mésogéide en deux, séparant la Tyrrhénide des Egéides, certaines de ces veilles lignées ont évolué différemment sur les divers fragments du continent mésogéen, donnant des Genres distincts sur la Tyrrhénide et sur les Egéides.

Les lignées isolées sur la Tyrrhénide semblent être entrées dans le sol plus tôt que celles venues des Egéides.

ZUR ZOOGEOGRAPHIE VON ZENTRAL-AMERIKA (Studien an Myriapoden und Arachniden)

OTTO KRAUS

Natur-Museum und Forschungs-Institut Senckenberg, Frankfurt am Main

Zentralamerika wird in tiergeographischer Hinsicht meist als Übergangsgebiet zwischen nearctischer und neotropischer Region angesehen. Manche Autoren (z.B. Herskovitz 1958) erblicken in diesem Gebiet lediglich eine Provinz der Brasilianischen Subregion, oder sie sprechen (Simpson 1956) vom „Tropischen Nordamerika“.

Demgegenüber hatten bisher nur vereinzelte Autoren auf wesentliche Besonderheiten in der Fauna Zentralamerikas aufmerksam gemacht und sich mehr oder weniger für eine darauf gegründete Sonderstellung des Gebiets ausgesprochen (z.B. Kraepelin 1905; Mertens 1952; Kraus 1954, 1955; Schröder 1959).

Diese abweichenden Ansichten erklären sich durch die unterschiedliche zoogeographische Wertigkeit der von den Autoren beurteilten Tiergruppen. Der Verfasser ist, überwiegend auf Grund eigener taxionomischer Arbeiten über Myriapoden und Arachniden, zu den folgenden Ergebnissen gekommen, wobei sich die Diskussion auf supragenerische Einheiten beschränken muß.

Die *Diplopoden* sind in Zentralamerika durch eine bemerkenswerte Anzahl von Endemismen vertreten. Hier sind vor allem die Familien der *Rhachodesmidae* und der *Peridontodesmidae* zu nennen, die ganz auf dieses Gebiet beschränkt sind. Welche Bedeutung diese endemischen Elemente haben, ergibt sich z. B. daraus, daß fast 40% der aus dem Staat El Salvador bekannten Polydesmoideen-Arten Gattungen der endemischen Familie *Rhachodesmidae* angehören.

Bei den *Chilopoden* können wir dagegen auf keine sicheren Endemismen hinweisen. Wir möchten dies mit der Anpassungsfähigkeit vieler Vertreter dieser Gruppe und mit dem vielfach hohen Alter der Kategorien (geringere Evolutionsgeschwindigkeit) erklären, aber auch auf die Beweglichkeit dieser Tiere hinweisen; alle diese Faktoren dürften zusammen die mitunter weltweite Verbreitung von Gattungen und sogar Arten erklären.

Die amerikanischen Vertreter der *Buthidae* (*Scorpiones*) verteilen sich auf zwei Subfamilien. Von diesen sind die *Centruroidinae* rein zentralamerikanisch verbreitet, während die *Tityinae*, diese vertretend, nur in Südamerika vorkommen.

Die *Solifugen*-Familie *Eremobatidae* ist nur aus Zentralamerika bekannt.

Bei den *Araaneen* wiederum können vorläufig keine sicheren Endemismen genannt werden (Angaben über die Verbreitung von Arten wären wegen unserer mangelhaften Kenntnis verfrüht). Wir bringen dies für diese Gruppe vor allem in Zusammenhang mit den oft ausgezeichneten Verbreitungsmitteln dieser Tiere, die bewirken, daß die Grenzen der Areale in besonderem Maße durch ökologische und weniger durch historische Faktoren diktiert werden.

Fassen wir die Befunde zusammen, so ergeben sich in verschiedenen Gruppen zentralamerikanische, endemische Faunenelemente, die das Niveau der Familien-Taxia erreichen. Dies ist offensichtlich jedoch nur bei denjenigen Tiergruppen der Fall, die, als genügend feine Indikatoren, hinsichtlich ihrer Verbreitung von historischen Faktoren beeinflußt sind. Damit sind die Diskrepanzen zwischen abweichenden Ansichten bisheriger Autoren verständlich gemacht.

Es bleibt dagegen zu diskutieren, inwieweit es sich in den angeführten Fällen wirklich um ursprüngliche, rein zentralamerikanische Endemismen handelt. Ebenso können auch Reste alter, jetzt nach Süden abgedrängter oder dort allein konservierter Tertiärfaunen Nordamerikas vorliegen. In diesem Falle hätte Simpson recht, wenn er vom „Tropischen Nordamerika“ spricht. Uns fehlen aber für die definitive Deutung der hier angeführten Endemismen die hierzu unentbehrlichen paläontologischen Belege so gut wie völlig.

Das Auftreten der Endemismen kann mit der langen Isolierung Zentralamerikas während des Tertiärs vor allem vom eigentlichen Südamerika (Isthmus von Panama), wie auch mit der Zergliederung des Gebiets durch weitere Meeresstraßen zwanglos erklärt werden. Der Isthmus von Panama schloß sich im Miozän, derjenige von Nicaragua erst zu Ende des Tertiärs.

Es ist hinreichend bekannt, daß die so neu gebildete Landbrücke zu einem besonders umfangreichen Faunenaustausch geführt hat, und wir verweisen vor allem auf die Verhältnisse der relativ gut erforschten und auch paläontologisch hinreichend belegten

Säugetiere (Simpson 1940). Auch bei den hier besprochenen Gruppen lassen sich zum Teil entsprechende Vorgänge erkennen, vor allem bei den Diplopoden. Es ist von einer von Süden kommenden Überschwemmung durch (in sich komplexe) „neotropische“ und von einer Übersichtung durch nearktische Faunenelemente gesprochen worden (Kraus 1954). Die vertikale Verbreitung liefert Hinweise, die diese Annahme einer sekundären Einwanderung in der angedeuteten Weise stützt: Endemisch-zentralamerikanische Faunenelemente, dies gilt vor allem wieder für die Diplopoden als extrem feine Indikatoren, besiedeln fast alle Lebensräume, von der heißen Ebene bis zu den Nebelwäldern der Vulkane und der Cordilleren. Es ist auffällig, wie sehr andere Elemente, die wir für junge Einwanderer halten, auf die heißen, tiefer gelegenen Zonen beschränkt sind. Andererseits finden sich die Faunenelemente nearktischer Herkunft (*Chilipoda*: *Lithobiidae*; *Diplopoda*: *Cleidogonidae*) durchweg in größeren Höhen (Nebelwälder) und hierdurch vielfach in geographisch zersplitterter Isolation vom Hauptverbreitungsgebiet. Wir machen deshalb sicher keinen Fehler, wenn wir sie als klimatisch bedingte Relikte des Pleistozän auffassen.

L I T E R A T U R

ATTEMS, C., 1926, in: Kükenthal & Krumbach, Hdb. Zool., 4 (1): 1—402. — HERSHKOVITZ, P., 1958, Fieldiana, (Zool.) 36 (6): 579—620. — KRAEPELIN, K., 1903, Zool. Jb. Syst., Suppl. 8: 167—194. — KRAEPELIN, K., 1905, *ibid.*, 22 (3): 321—363. — KRAUS, O., 1954, Senck. biol., 35 (5/6): 293—349. — KRAUS, O., 1955, Abh. senckenb. naturf. Gesell., 493: 1—112. — MERTENS, R., 1952, *ibid.*, 487: 1—120. — SCHRÖDER, H., 1959, *ibid.*, 499: 1—93. — SIMPSON, G. G., 1940, J. Wash. Sci., 30: 137—163. — SIMPSON, G. G., 1956, Amer. Mus. Novit., 1759: 1—28.

ZOOGEOGRAPHY OF NORTHERN CANADA AND ALASKA

W. R. M. MASON

Manuskript nicht eingegangen.

A B S T R A C T

This is a brief resume, illustrated by colored lantern slides, of the Boreal, Subarctic, and Arctic regions of Canada and Alaska. The variation of each zone is discussed and compared with similar areas in Northern Europe. Some of the larger insects characteristic of each area are illustrated.

BEMERKENSWERTE WÄRMELIEBENDE SCHMETTERLINGSARTEN IN SCHON BESTEHENDEN UND PROJEKTIERTEN NATURSCHUTZGEBIETEN IM ÖSTLICHEN ÖSTERREICH

(Siehe Tafel XIV und XV)

FRITZ KASY, Wien

Wie schon lange bekannt ist, befinden sich im östlichen Österreich Stellen, die durch das gehäufte Vorkommen wärmeliebender Insektenarten ausgezeichnet sind, von denen hier viele eine westliche, nordwestliche oder nördliche Verbreitungsgrenze erreichen und manche in diesem Raum überhaupt nur mehr oder weniger relikthaft verbreitet vorkommen (cfr. Franz 1936, 1939). Es handelt sich bei diesen Arealen um steppen- oder steppenheideartige Biotope von meist geringer Ausdehnung, die sich vielfach in einem noch weitgehend ursprünglichen Zustand befinden und oft auch in floristischer Hinsicht besonders ausgezeichnet sind. In einem zwar auch heute im allgemeinen sommerwarmen und -trockenen, aber durchaus nicht waldfeindlichen Klima gelegen, verdanken sie ihre Existenz besonderen edaphischen und mikroklimatischen Ursachen. Unter diesen sind vor allem von Bedeutung: felsiger Untergrund (insbesondere Kalk und Dolomit), hoch über dem Grundwasserspiegel gelegene Sande und Schotter sowie hoher Salzgehalt oberflächlicher Bodenhorizonte¹; mikroklimatisch von Bedeutung ist vor allem starke Insolation in mehr oder weniger südexponierter Hanglage und austrocknender Wind. Es darf angenommen werden, daß sich an diesen Stellen, die offenbar seit Jahrtausenden von keinem geschlossenen Wald mehr bedeckt waren, Lebensgemeinschaften erhalten haben, die in ähnlicher Zusammensetzung in der postglazialen Wärmezeit im südöstlichen Mitteleuropa bedeutend größere und wahrscheinlich auch mehr oder weniger zusammenhängende Areale besiedelt haben. Da diese Inseln von Wärmezeitrelikten auf österreichischem Gebiet ein besonderes wissenschaftliches Interesse beanspruchen können und die Hauptverbreitungsgebiete mancher der in ihnen vorkommenden Arten für viele schwer zugänglich sind, liegt ihre Sicherstellung und Erhaltung als Naturschutzgebiete nicht nur im Interesse der österreichischen Entomologen. Es wird leider noch viel zu wenig beachtet, daß Naturschutzgebiete für die Entomologie, ebenso wie für viele andere Forschungsrichtungen der Biologie, genau so wichtig sind wie wissenschaftliche Institute und dergleichen, wobei noch zu bedenken ist, daß letztere, wenn die Mittel zur Verfügung gestellt werden, jederzeit neu aufgebaut und eingerichtet werden können, während ein in biologischer Hinsicht besonders ausgezeichneter Lebensraum, wenn er einmal zerstört wurde, nie wieder herzustellen ist.

Im folgenden soll ein Überblick über die derzeit bestehenden und noch geplanten Naturschutzgebiete im östlichen Österreich, so weit sie Reliktbiotope von wärmeliebenden Insektenarten darstellen und sie schon untersucht wurden, gegeben werden, wobei hier nur ihre Besonderheiten in lepidopterologischer Hinsicht hervorgehoben werden sollen, da sich der Verfasser mit der Erforschung der Lepidopterenfauna dieser Areale seit einer Reihe von Jahren beschäftigt².

1. Naturschutzgebiete im Seewinkel

(östliches Neusiedler-See-Gebiet)

Der Seewinkel, der das kontinentalste Klima Österreichs aufweist, ist insbesondere durch seine zahlreichen und zum Teil sehr ausgedehnten, aber seichten natriumkarbonat- und natriumsulfatreichen Wasseransammlungen ausgezeichnet, in deren Umgebung sich verschiedene Typen von Salzböden befinden, während die höher gelegenen Stellen meist Sand- und Schotteruntergrund aufweisen (eine eingehendere Charakterisierung des Gebietes und Literatur ist im „Exkursionsführer zum XI. Internationalen

¹ Gewisse Steppenrelikte scheinen auch in den Wiesenmooren des pannonischen Raumes, nämlich in deren Verlandungszone, persistiert zu haben.

² Außer den eigenen Sammelergebnissen wurden — so weit sie brauchbar waren — auch die Angaben des „Prodromus der Lepidopterenfauna von Niederösterreich“ verwendet, ferner wurde Sammlungsmaterial, insbesondere das der Mikrolepidopterenansammlung von Preissecker, ausgewertet, auch wurden neuere Ergebnisse von Privatsammlern berücksichtigt.

Entomologenkongreß“ zu finden). Neben gewissen Teilen der Uferregion des Neusiedler Sees sind die größeren Lachen, wie die Lange Lacke, der Zicksee, die Einsetz- oder Krötenlacke sowie der Untere und der Obere Sinkensee (cfr. Abb. 1) mit ihren unscharfen Ufersäumen alte Naturschutzgebiete, die insbesondere durch ihren Reichtum an Sumpf- und Wasservögeln bekannt geworden sind. In entomologischer Hinsicht besonders interessant sind vor allem die Salzböden mit ihren Halophytenfluren und die Trockenrasen auf den höher gelegenen Stellen, die offenbar autochthone Steppen darstellen, da die Nähe des Salzhorizontes das Aufkommen von Bäumen und auch Sträuchern verhindert. Lepidopterologisch am besten durchforscht ist das Gebiet der Einsetzlacke nordwestlich von Illmitz (zur genaueren Charakterisierung dieses Gebietes siehe Franz, Höfler, Scherf, 1937; die dort angeführte *Artemisia austriaca* ist offenbar *Artemisia maritima*). Die Schmetterlingsarten dieser Naturschutzgebiete lassen sich nach ihren ökologischen Ansprüchen in halophile, hygrophile und xerothermophile gruppieren, erstere wurden in einer kürzlich erschienenen Arbeit (Kasy 1960) ausführlicher behandelt. Von den halophilen Arten erscheinen *Coleophora hungariae* Gozm. (Raupe im Herbst als Samenfresser an *Camphorosma annua*), *Stenodes obliquana* Ev. und *Narraga tessularia* ssp. *kasyi* Moucha & Povolny (die Raupen beider an *Artemisia maritima*, die der ersteren in der Wurzel) besonders bemerkenswert, weil sie am Neusiedler See offenbar ihre nordwestlichste Verbreitung erreichen. Andere Arten dieser Naturschutzgebiete, deren Verbreitungsgrenze durch Österreich geht, sind aus der Zusammenstellung am Schluß ersichtlich. Zwei bemerkenswerte Arten, die bisher in den eigentlichen Naturschutzgebieten noch nicht gefunden wurden, aber in deren Umgebung, die unter Landschaftsschutz steht, vorkommen, sind *Calophasia casta* Bkh. und *Hadena* [*Dianthoecia*] *christophi* Möschl. Letztere Art ist sonst nur aus Südrußland und Zentralasien bekanntgeworden, sie hat nur eine Generation im Jahr, die Raupe lebt an den Früchten von *Silene viscosa*.

2. Naturschutzgebiet im nordwestlichen Teil der Wiesen zwischen Weiden am See und Podersdorf

(„Zitzmannsdorfer Wiesen“)

Die erwähnten Wiesen zeigen alle Übergänge vom Flachmoor zum Trockenrasen und sind durch stärkere jahreszeitliche Schwankungen des Grundwasserspiegels ausgezeichnet („wechselfeucht“), der Teil, in dem das vor kurzem angekaufte Naturschutzgebiet liegt, weist in den Mulden auch einen höheren Salzgehalt auf und ist in floristischer Hinsicht durch das Vorkommen von *Aster canus* und *Iris spuria* ausgezeichnet (Abb. 2). Er wird nicht vor Juli und nur einmal im Jahr gemäht. Während die dauernd nassen Teile der Wiesen gewisse Eiszeitrelikte (z. B. *Lacerta vivipara*) beherbergen, enthalten die höher gelegenen Stellen wärmeliebende Arten, unter denen die beiden Geometriden *Chondrosoma fiduciarium* Anker (Abb. 3 und 4) und *Lignyoptera fumidaria* Hbn., die in biologischer Hinsicht Frostspanner darstellen (flugunfähige Weibchen, Schlüpfen im Spätherbst), als östliche Steppenrelikte aufgefaßt werden dürfen. Da *Chondrosoma fiduciarium* Anker auf den alten Fundplätzen südlich von Wien restlos der Kultivierung dieses Gebietes zum Opfer gefallen zu sein scheint und die Art offenbar auch im Neusiedlerseegebiet nicht weiter verbreitet ist, wie Anflugversuche mit frisch geschlüpften Weibchen in der weiteren Umgebung von Illmitz gezeigt haben, kommt der Schaffung dieses auch in floristischer Hinsicht besonders ausgezeichneten Naturschutzgebietes besondere Bedeutung zu. Als Futterpflanzen der Raupen von *Chondrosoma fiduciarium* Anker wurden auf den erwähnten Wiesen *Centaurea jacea* und *Achillea asplenifolia* festgestellt³. Da in dem Naturschutzgebiet, das nur ca. 1 ha

³ In Fütterungsversuchen zeigten die Raupen eine interessante Oligophagie, indem sie einerseits gewisse Kompositen, andererseits *Euphorbia*-Arten als Futter annahmen.

FRITZ KASY: Bemerkenswerte wärmeliebende Schmetterlingsarten in schon bestehenden und projektierten Naturschutzgebieten im östlichen Österreich



Abb. 2. Nordwestlicher Teil der Zitzmannsdorfer Wiesen. Wechselfeuchte Verlandungszone eines Wiesenmoors des pannonischen Raumes. In der Mulde mit höherem Salzgehalt dichter Bestand von *Aster canus*, vorne am Rand *Iris spuria*, an den etwas höher gelegenen Stellen Molinietum mit *Chrysanthemum leucanthemum*, *Centaurea jacea*, *Achillea asplenifolia*, u. a.



Links: Abb. 3. Frisch geschlüpftes ♂ von *Chondrosoma fiduciarium* Anker (ca. 2 ×)
Rechts: Abb. 4. ♀ von *Chondrosoma fiduciarium* Anker bei der Eiablage (ca. 2 ×)

FRITZ KASY: Bemerkenswerte wärmeliebende Schmetterlingsarten in schon bestehenden und projektierten Naturschutzgebieten im östlichen Österreich



Abb. 5. Sandsteppe bei Oberweiden im Marchfeld. Im Hintergrund der „Sandberg“, eine ehemalige Wanderdüne. Vorne *Helichrysum arenarium* (links) und *Gypsophila paniculata* (rechts, weiter weg), zwei typische Psammophyten.



Abb. 6. Waldsteppe am Glaslauerriegel bei Gumpoldskirchen. Im Hintergrund am Süd- und Südosthang lockerer Flaumeichenwald, vorne artenreicher Trockenrasen mit niederem *Rhamnus saxatilis*-Gebüsch.



Abb. 1. Lageplan der behandelten Naturschutzgebiete. Maßstab 1:750.000.

1. Naturschutzgebiete im Seewinkel. (1a: Lange Lacke, 1b: Zicksee, 1c: Einsetz- oder Krötenlacke, 1d: Unterer Stinkersee, 1e: Oberer Stinkersee). 2. Nordwestlicher Teil der Zitzmannsdorfer Wiesen. 3. Sandsteppe bei Oberweiden. 4. Glaslauterriegel. 5. Eichkogel. 6. Hundsheimer Berg. 7. Wiesen am Fürbach.

groß ist, außer den beiden Steppengeometriden, *Athetis lepigone* Möschl. und einem neuen *Megacraspessus* (*peisoniellus* Kasy i. l.) noch keine bemerkenswerteren Arten gefunden wurden, ist es in die Zusammenstellung nicht aufgenommen worden.

3. Naturschutzgebiet südlich von Oberweiden im Marchfeld

Das über einen Quadratkilometer große Gebiet enthält eine artenreiche Sandsteppenbiozönose, die sich hier im Bereich ehemaliger Wanderdünen erhalten konnte (Abb. 5, cfr. auch Franz 1939). Das Gebiet wurde einmal als Pferderennbahn benützt und früher zeitweise von Schafen beweidet, jetzt ist es schon seit Jahren mit Ausnahme kleiner Teile am Rand, die gemäht werden, landwirtschaftlich völlig ungenutzt. Da durch z. T. schon lange zurückreichende Aufforstungen an den Rändern des Gebietes die Dünen zum Stillstand gebracht wurden, werden zur Erhaltung der Steppe gewisse Eingriffe

notwendig werden, insbesondere muß das Vordringen des Waldes von den Rändern der Aufforstungen her eingedämmt werden. Auf die artenreiche thermophile Schmetterlingsfauna des Gebietes kann hier aus Platzmangel nicht näher eingegangen werden, die Arten mit Verbreitungsgrenze im östlichen Österreich sind aus der Zusammenstellung ersichtlich.

4. Projektiertes Naturschutzgebiet am „Glaslatterriegel“ bei Gumpoldskirchen

Der östliche Bruchrand der Alpen südlich von Wien ist reich an Xerotherm-Hängen, die aber größtenteils in Weingärten umgewandelt oder mit Schwarzföhren aufgeforstet wurden. An gewissen Stellen, vor allem an steileren felsigen Hängen, sind aber noch mehr oder weniger ursprüngliche Areale erhalten geblieben, die von Gebüsch und lockerem Wald bedeckt sind, in dem die Flaumeiche (*Quercus lanuginosa* = *pubescens*) vorherrscht. Ein als Naturschutzgebiet besonders geeignetes, ca. $3\frac{1}{2}$ ha großes Areal ist der „Glaslatterriegel“ zwischen Gumpoldskirchen und Pfaffstätten, der im wesentlichen aus jungtertiären Süßwasserkalken aufgebaut ist. Außer lockeren Flaumeichenbeständen, in die am Osthang auch andere Laubhölzer eingesprengt sind, enthält er, vor allem am Rücken, auch Trockenrasen, die ihre größere Ausdehnung offenbar menschlichen Eingriffen zu verdanken haben (Abb. 6); der steil abfallende Nordhang ist vorwiegend mit *Tilia platyphyllos* bestockt. In floristischer Hinsicht bemerkenswert ist das Vorkommen von *Convolvulus cantabricus*. Die große Zahl interessanter wärme liebender Schmetterlingsarten ist wieder aus der Zusammenstellung ersichtlich, besonders hervorgehoben seien eine wahrscheinlich neue Gelechiide und *Martyrhilda preiseckeri* Rbl., weil sie aus Österreich nur vom Alpenostrand bekanntgeworden sind.

5. Naturschutzgebiet am Eichkogel bei Mödling

Auch der Eichkogel gehört zu den Randbergen des Alpenostrandes und hat ähnlichen geologischen Aufbau wie der Glaslatterriegel. Im Gegensatz zu diesem fehlen ihm steilere felsige Hänge und der ursprüngliche Flaumeichenwald ist größtenteils abgeholzt und z. T. durch lockere Schwarzföhrenaufforstungen ersetzt worden. Bewaldet ist heute nur mehr die Spitze, die Hänge sind von artenreichen Trockenrasen bedeckt. Da der Eichkogel vom Verfasser selbst nur wenig besammelt wurde und die Angaben des „Prodromus der Lepidopterenfauna von Niederösterreich“, aber auch die der Fundortetiketten älterer Sammlungen meist nicht genau genug sind, um feststellen zu können, welche Arten am Eichkogel selbst gefunden wurden, wurde er nicht in die Zusammenstellung am Schluß der Arbeit mit aufgenommen. Er hat sicher vieles mit dem Glaslatterriegel gemeinsam, ist aber bestimmt artenärmer. Bemerkenswert ist das Vorkommen von *Coleophora asterifoliella* Klim., die sonst vom Alpenostrand noch nicht bekanntgeworden ist.

6. Projektiertes Naturschutzgebiet in den Hainburger Bergen

Die Hainburger Berge an der Donau nahe der ungarisch-tschechoslowakischen Grenze besitzen extrem xerotherme Südhänge, an denen vielfach der nackte Felsen (mesozoische Kalke) zutage tritt (cfr. Abb. bei Franz 1939). In den Rinnen zwischen den Felsrippen und am Fuße derartiger Hänge findet sich lockerer bis dichter Buschwald (eine eingehendere Charakteristik ist wieder im Exkursionsführer zu finden). Die Lepidopterenfauna dieser Hänge ist sehr reich an xerothermophilen Arten, von denen einige hier (und am gegenüberliegenden „Thebener Kogel“ auf tschechoslowakischem Gebiet) ihre Verbreitungsgrenze erreichen. Es sind dies: *Infurcitinea finalis* Gozm., *Coleophora eudoriella* Toll, *Pygolopha lugubrana* Tr., *Sterrhya sericeata* Hb. und *Chersotis fim-*

briola Esp. Andere wärmeliebende Arten, die noch weiter nach Westen gehen, aber über Österreich nicht hinausreichen, sind wieder aus der Zusammenstellung ersichtlich. Als Naturschutzgebiet ist der ganze „Hundsheimer Berg“ oder wenigstens der Teil mit den Xerothermhängen vorgesehen. Da die Grenzen des Naturschutzgebietes noch nicht festgelegt worden sind, werden vielleicht nicht alle in der Zusammenstellung angeführten Arten in diesem vorkommen.

7. Projektiertes Naturschutzgebiet auf den Wiesen bei Gramatneusiedl

Im Wiener Becken gibt es südöstlich von Wien, hauptsächlich bei Moosbrunn und Gramatneusiedl, Wiesenmoore, die ihre Existenz dem Austritt kalten Grundwassers aus den Schotterbänken des südlichen Wiener Beckens verdanken. Am Fürbach östlich von Gramatneusiedl befinden sich in einem solchen Wiesenmoor xerotherme Sand- und Schotterzungen, die von einem artenreichen Trockenrasen bedeckt sind. Ein ca. 5 ha großes Stück dieses interessantesten Teiles der Wiesen soll nun geschützt werden. Die völlige Baum- und Strauchlosigkeit der Wiesen, die spät im Sommer zur Streugewinnung gemäht werden und in den letzten oder ersten Monaten des Jahres, von einer nahen Bahntrasse ausgehend, infolge Funkenfluges meist abbrennen, ist sicher nicht ursprünglich, doch können die auf den höher gelegenen Stellen vorkommenden wärmeliebenden Schmetterlingsarten nicht erst in neuerer Zeit von weither eingewandert sein. Das Gebiet ist in lepidopterologischer Hinsicht noch wenig untersucht, weshalb es nicht in die Zusammenstellung mit aufgenommen wurde, an Arten mit Verbreitungsgrenze im östlichen Österreich wurden bisher dort gefunden: *Coleophora fringillella* Z. (auch im Naturschutzgebiet „Kotließ“ bei Moosbrunn, einem Wiesenmoor), *Fuchsia luteella* Hein., *Schistostege decussata* ssp. *treitschkei* Kovács, *Athetis lepigone* Möschl., *Sideridis evidens* Hbn., *Euxoa vitta* Hbn. und *Colias chrysotheme* Esp.

Tabelle I

In Naturschutzgebieten im östlichen Österreich vorkommende thermophile Lepitopterenarten, deren Verbreitungsgrenze durch Österreich verläuft.

	Naturschutzgebiete im Seewinkel	Sandsteppe bei Oberweiden	Glasauterriegel	Hainburger Berge		Naturschutzgebiete im Seewinkel	Sandsteppe bei Oberweiden	Glasauterriegel	Hainburger Berge
<i>Zerynthia hysipyle</i> Schulz [<i>Thais polyxena</i> Schiff.]					<i>Sideridis evidens</i> Hb.				
<i>Colias chrysotheme</i> Esp.					<i>Perigrapha i-cinctum</i> Schiff. .	im östl. Öster- reich verbreitet			
<i>Phalera bucephaloides</i> O.					<i>Omphalophana anthirrhini</i> Hb.				
<i>Ocneria rubea</i> Schiff.					<i>Conistra veronicae</i> Hb.				
<i>Euxoa hastifera</i> Donz.					<i>Callogonia virgo</i> Tr.		⁴		
<i>Euxoa vitta</i> Hb.					<i>Platyperigea kadenii</i> Frr.				
<i>Euxoa segnilis</i> Dup.					<i>Athetis furvula</i> Hb.				
<i>Ochropleura signifera</i> F.					[<i>lenta</i> Tr.]				
<i>Cersotis fimbriola</i> Esp.					<i>Athetis lepigone</i> Moeschl.				
<i>Discestra dianthi</i> Tausch.					<i>Melicleptria cognata</i> Frr.				
<i>Hyssia cavernosa</i> Ev.		im östl. Öster- reich verbreitet							
<i>Conisania leineri</i> Frr.					<i>Apaustis rupicola</i> Hb.				
					<i>Pyrrhia purpurites</i> Tr.				
					<i>Metachrostis dardouini</i> Bsd. . .				

⁴ Offenbar erst in letzter Zeit eingewandert.

(Fortsetzung von Tabelle 1)

	Naturschutzgebiete im Seewinkel	Sandsteppe bei Oberweiden	Glasauterriegel	Hainburger Berge		Naturschutzgebiete im Seewinkel	Sandsteppe bei Oberweiden	Glasauterriegel	Hainburger Berge
<i>Syngrapha deaurata</i> Esp.					<i>Glyphipteryx majorella</i> Hein.				
<i>Plusia zosimi</i> Hbn.		5			<i>Metzneria aprilella</i> HS.				
<i>Ectypa triquetra</i> F.					<i>Metzneria pannonicella</i> Rbl. .				
<i>Ephesia hymenaea</i> Schiff.					<i>Mesophleps trinotellus</i> HS. ..				
<i>Eccrita ludicra</i> Hb.					<i>Aristotelia subericinella</i> HS. .				
<i>Nemoria pulmentaria</i> Gn.					<i>Ptocheuusa abnormella</i> HS. ..				
<i>Sterrhia sericeata</i> Hb.					<i>Stenolechia nigrinotella</i> Z.				
<i>Sterrhia obsoletaria</i> Rbr.					<i>Didactylota altithermella</i>				
<i>Schistostege decussata</i>					Wlsgh.				
ssp. <i>treitschkei</i> Kovacs					<i>Megacraspedus separatellus</i>				
<i>Eupithecia alliaria</i> Stgr.					F. R.				
<i>Eupithecia gueneata</i> Mill.					<i>Megacraspedus binotellus</i> F. R.				
<i>Lomographa dilectaria</i> Hb. ..					<i>Megacraspedus imparcellus</i>				
<i>Ennomos quercaria</i> Hb.					F. R.				
<i>Caustoloma flavicaria</i> Schiff. .					<i>Apatema fasciata</i> Stt.				
<i>Lignyoptera fumidaria</i> Hb. ..					<i>Deroxena venosulcilla</i> Möschl.				
<i>Gnophos dumetata</i> Tr.					<i>Fuchsia luteella</i> Hein.				
<i>Narraga fasciolaria</i> Hb.					<i>Macrochila rostellata</i> Hb.				
<i>Narraga tessularia</i>					<i>Pleurota pyropella</i> Schiff.				
ssp. <i>kasyi</i> Meucha & Povolny					<i>Topcutis criella</i> Tr.				
<i>Eubolia arenacearia</i> Schiff.					<i>Topcutis barbella</i> F.				
<i>Nola subchlamydula</i> Stgr.					<i>Agonopterix cervariella</i> Const.				
<i>Eucharia casta</i> Esp.					<i>Agonopterix alpigena rugonoti</i>				
<i>Hyala</i> [<i>Zygaena</i>] <i>punctum</i> O.					Rbl.				
<i>Hesychia</i> [<i>Zygaena</i>] <i>laeta</i> Hb.					<i>Agonopterix hippomarathri</i>				
<i>Leucanacanthia</i> [<i>Rebelia</i>]					Nick.				
<i>nudella</i> O.					<i>Martyrhilda preisseckeri</i> Rbl.				
<i>Chamaesphecia bibioniformis</i>					<i>Scythris tabidella</i> HS.				
Esp.					<i>Scythris mülleri</i> Mn.				
<i>Hypopta caestrum</i> Hb.					<i>Scythris flavidella</i> Preiss.				
<i>Talis quercella</i> Schiff.					<i>Coleophora preisseckeri</i> Toll ..				
<i>Scirpophaga praelata</i> Se.					<i>Coleophora bilineella</i> HS.				
<i>Euzophera bigella</i> Z.					<i>Coleophora medelichensis</i>				
<i>Hypochalcia dignella</i> Hb.					Krone				
<i>Hypochalcia decorella</i> Hb. ...					<i>Coleophora acrisella</i> Mill.				
<i>Synaphe bombycalis</i> Schiff.					<i>Colcophora arenariella</i> Z.				
<i>Synaphe connectalis</i> Hb.					<i>Coleophora perserenella</i> Rbl.				
<i>Evergestis aenealis</i> Schiff.					<i>Coleophora flaviella</i> Mn.				
<i>Sclerocona acutellus</i> Ev.					<i>Coleophora striolatella</i> Z.				
<i>Titanio normalis</i> Hb.					<i>Coleophora stramentella</i> Z. ...				
<i>Pyrausta trinalis</i> Schiff.					<i>Coleophora congeriella</i> Stgr.				
<i>Pyrausta fascialis</i> Hb.					<i>Coleophora astragalella</i> Z.				
<i>Eana canescana</i> Gn.					<i>Coleophora pseudorepentis</i>				
<i>Stenodes obliquana</i> Ev.					Toll 1960				
<i>Obratzsoviana maculosana</i>					<i>Coleophora hungariae</i> Gozm. .				
Haw. [<i>purgatana</i> Tr.]					<i>Coleophora eudoriella</i> Toll ...				
<i>Aethes sanguinana</i> Tr.					<i>Lithocolletis parisiella</i> Wek. ...				
<i>Aethes nefandana</i> Kenn. f.					<i>Stigmella ortneri</i> Klim.				
<i>diacrisiana</i> Rbl.					<i>Stigmella staphyleae</i> Zimm. ..				
<i>Phalonidia contractana</i> Z.					<i>Ateliotum ungaricellum</i> Z. ...				
<i>Pygolopha lugubrana</i> Tr.					<i>Infurcitinea finalis</i> Gozm. ...				

⁵ Im Sandgebiet selten, häufiger auf den feuchten Wiesen bei der March, wahrscheinlich erst in neuerer Zeit eingewandert.

L I T E R A T U R

Exkursionsführer zum XI. Internationalen Entomologenkongreß Wien 1960. — FRANZ, H.: Die thermophilen Elemente der mitteleuropäischen Fauna und ihre Beeinflussung durch die Klimaschwankungen der Quartärzeit. Zoogeogr. 3, 1936, 159—320. — FRANZ, H.: Steppenrelikte in Südostmitteleuropa und ihre Geschichte. Verh. VII. Internat. Kongr. Entomologie, 1, 1939, 102—117. — FRANZ, H., HÖFLER, K., SCHERF, E.: Zur Biosoziologie des Salzlackengebietes am Ostufer des Neusiedler Sees. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 86—87, 1937, 297—364. — KASY, F., Halophile Lepidopteren des Neusiedlerseegebietes. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 98—99, 1960, 13—25. — Prodromus der Lepidopterenfauna von Niederösterreich. Abh. zool.-bot. Ges. Wien, 9/1, 1915.

ZOOGEOGRAPHY IN THE SYSTEMATICS OF NORTH AMERICAN CRAMBINAE (Lepidoptera, Pyralidae)

ALEXANDER B. KLOTS

City College of New York and American Museum of Natural History

The North American *Crambinae* offer a fertile and relatively untouched field for the correlation of zoogeographic and systematic research. In this, zoogeographic data are of the greatest value in solving taxonomic and phylogenetic problems. The systematics of the group is at present in an archaic condition in both generic and specific classification. The writer, however, is preparing a monograph of the group based on some 33 years of intensive study, that he hopes will clarify many points. The fact that there are many as yet unnamed species, and several unrecognized genera strongly limits the material that can be presented in this article. So do restrictions of time and space. But suitable examples can be given for the main points, using existing names.

Recently Bleszynski, who has done such excellent work with the Palearctic Crambinae, has made some well-justified generic changes with a few Nearctic species. His work has, of course, been limited by lack of adequate material, which exists only in North America, as well as by his very ethical unwillingness to trespass. It should be unnecessary to point out that proper modern work in such a group needs many thousands of specimens, representing thorough, planned, continent-wide collecting and borrowing.

The primary factor in considering the Nearctic Crambinae is the considerable number of species and genera common to the Nearctic and Palearctic, and the obvious ancestral relationship to Palearctic species of many others. Most of these interrelated species belong in the genera *Crambus* Fabricius, *Pediasia* Huebner and *Agriphila* Huebner. The Nearctic has many more *Crambus* (sens. str.) than the Palearctic, but far fewer *Pediasia* and *Agriphila*. The Holarctic species show almost every degree of differentiation between the Nearctic and Palearctic representatives. In some (e.g. *Crambus hamellus* Thunberg and *Pediasia truncatellus* Zetterstedt) there is little or no subspeciation. In others (e.g. *Crambus pascuellus* L. and *Catoptria maculalis* Zetterstedt) there is evidence of clear subspeciation. In still others there is specific difference (e.g. *Crambus topiarius* Zeller, related to the Palearctic *C. hortuellus* Huebner; and *C. labradoriensis* Christoph, related to the Palearctic *C. alienellus*). Most are of northern distribution at low elevations, but occur southward at higher elevations along the mountain chains. Thus, *C. pascuellus* occurs to North Carolina in the Appalachians and southern Arizona in the Chiricahua Mts. But *Pediasia browerellus* Klots occurs at sea level in the Arctic (Kotzebue, Alaska and Churchill, Manitoba) and southward only in Alpine tundra (Colorado, Wyoming and Maine). And still others occur southward only in boreal sphagnum bogs (e.g. *C. labradoriensis* and *P. truncatellus*).

In a great many other species of *Crambus*, *Catoptria*, *Pediasia* and *Agriphila* there is clear evidence, in both structure and distribution, of Holarctic origin, but no very close relationship with any Palaearctic species. Most of these endemics show one or another of a limited number of distribution patterns. First, a considerable number (e.g. *Crambus alboclavellus* Zeller, *agitatellus* Clemens, *girardellus* Clemens) are limited to central and eastern North America, both east and west of the Appalachian Mts. and chiefly south of the Canadian Zone, boreal sclerophyll forest. Presumably they were pushed southward during various glaciations, "refuged" in the southeastern United States, and then as the glaciers receded pushed northward up both the Mississippi Valley and the Atlantic Coastal Plain, following the grassland seres. Another very interesting group of very distinctive species (e.g. *Crambus multilineellus* Fernald, *watsonellus* Klots and *sanfordellus* Klots) had much the same past history, but apparently pushed back northward chiefly or only along the Atlantic Coastal Plain. Still another group apparently pushed northward only west of the Appalachians, perhaps up along the now greatly desiccated Great Plains; these species (e.g. *Crambus awemellus* McDunnough and *whitmerellus* Klots) occur in the Rocky Mts. and eastward across most of Canada, but not east of the Appalachians. Some of the extreme East-limited species (e.g. *sanfordellus* and *multilineellus*) may well have evolved their distinctiveness in what is now the Florida peninsula when this was a separate island (as it was more than once, e.g. in the Sangamon interglacial period that separated the Illinoian and Wisconsin glaciations).

On the West Coast a corresponding group of species (e.g. *Crambus occidentalis* Grote, *Agriphila biothanatalis* Hulst, etc.), that occur from California to British Columbia, probably represent glacial isolates west of the Sierras; east of these mountains the Great Basin has become too arid for their survival there.

A number of very distinct species occur in the deserts of the Southwest in montane and semi-desert grasslands, and also in the essentially North American, high tablelands of the central Mexico. These (e.g. *Crambus sargentellus* Klots, *cyrilellus* Klots, etc.) must represent populations of Holarctic origin forced southward in these longitudes by the glaciations, but since the Wisconsin unable to push farther northward than New Mexico and Arizona.

One very distinctive species (*Crambus oregonicus* Grote) very likely occupied a glaciation refugium in the present Great Basin area between the Rocky Mts. and the Sierras. It now occurs only around the northwest, north and northeast edges of the Great Basin.

A number of other *Crambus* (e.g. *tutillus* McDunnough, *cockleellus* Kearfott and *trichusalis* Hulst) are sharply limited to the extreme northwestern United States and southwestern Canada. Perhaps they found a glaciation refugium along the Pacific coast, or even in southern Beringia, now covered by the ocean.

Finally, a considerable number of species, many of which are referable to genera other than the Holarctic ones mentioned, are clearly Neotropical in origin. Of these, one group (e.g. "*Crambus*" *tripsacas* Dyar and *Pediasia haytiellus* Zincken) have evidently only recently invaded southeastern North America by way of the Antilles; while another group, still largely unnamed (e.g. "*Crambus*" *subaequalis* Zeller and *Pediasia hemiochrellus* Zeller) appear to have come up through Central America.

A few general conclusions may be presented. About 85% of the tribe *Crambini*, and about 65% of the subfamily *Crambinae*, are Holarctic in relationship. Of the others the majority are Neotropical or tropicopolitan in relationship. A minority show no relationships to other faunas. There is no reason to suppose that many of the Holarctic groups, especially *Crambus* (sens. str.) may not have originated in the Nearctic and

spread to the Palaearctic. Where Holarctic relationships can be traced there is no evidence of any natural direct connection between Europe and North America; on the contrary all interchanges appear to have taken place, doubtless many times, via Alaska and Siberia.

The chief centers of origin of endemic species and genera appear to have been: in the mainland, eastern United States; in Florida (probably when it was separated from the mainland; in California west of the Sierras; and in grasslands of Mexico, Arizona and New Mexico. The great climatic changes during the Pleistocene doubtless affected strongly the evolution of many subspecies, species, subgenera and genera.

BIBLIOGRAPHIC REFERENCE

BLESZYNSKI, S., 1959. On the systematical position of several North American species of the generic group *Crambus* F. s. l., *Polskie Pismo Entomologiczne*, Vol. 29, pp. 447—467 (487).

LES LÉPIDOPTÈRES RHOPALOCÈRES DE MADAGASCAR BIOGÉOGRAPHIE ET RÉPARTITION

P. VIETTE

Manuskript nicht eingelangt.

ABSTRACT

Exposé des faits concernant les affinités des espèces de Lépidoptères Rhopalocères de Madagascar et leur répartition dans la Grande Ile.

Ces faits confirment les deux grands traits de la faune entomologique malgache tels qu'ils ressortent des recherches récentes, à savoir: les affinités nettement africaines et la pulvérisation en espèces de certaines familles jointe à l'absence ou à la mauvaise représentation d'autres.

DIE EIGENTÜMLICHKEITEN DER ICHNEUMONIDENFAUNA (Hymenoptera) IN LETTLAND

E. OZOLS, Riga, USSR

Die Bedeutung entomophager Insekten ist allgemein bekannt. In dieser Hinsicht spielen die echten Schlupfwespen eine nicht geringe Rolle. Die Erforschung der Ichneumonidenfauna in Lettland hat schon eine beinahe 160jährige Geschichte. Im Laufe der Zeit sind mehrere Arbeiten über dieses Thema veröffentlicht worden. Folgende Forscher sind dabei tätig gewesen: Fischer (1791), Kawall (1855, 1864, 1869, 1870), Braun (1889), Kriechbaumer (1901), Strand (1918), Bischoff (1925), Habermehl (1925), E. Ozols (1924, 1927, 1928, 1931, 1934, 1941, 1942 [2], 1951, 1957, 1958 [2], 1959 [4]), Roman (1939), Gailitis (1940), Popoff (1953), Cimdinsch (1959, 1960), G. Ozols (1959). Insgesamt sind für Lettland ca. 1250 Ichneumonidenarten festgestellt worden. Die Hauptmasse der Arten ist in den Arbeiten von Kawall, Bischoff und E. Ozols angegeben. Die faunistische Arbeit ist natürlich noch nicht abgeschlossen. Zum Vergleich können folgende Artenzahlen aus anderen Gebieten genannt werden.

Bezeichnung des Territoriums	Gesamt- fläche in %	Anzahl der Ichneumonidenarten		Autor und Jahr
		In absoluten Zahlen	In %	
Der Erdball	100,00	20.000	100,00	Ozols, 1960
Europa	7,70	4.558	23,00	Schmiedeknecht, 1936
USSR	15,00	1.911	9,00	Ozols, 1951
Lettland	0,04	1.250	6,00	Ozols, 1959
Finnland	0,20	2.000	10,00	Hellen, 1956
Tschechoslowakei	0,08	2.566	13,00	Obrtel, Sedivy, 1957
England	0,18	1.523	8,00	Morley, 1914
Holland	0,02	2.000	10,00	Teunissen, 1948
Spanien	0,30	1.162	6,00	Ceballos, 1956
Nordamerika ohne Mexiko	13,00	2.517	13,00	Townes, 1951

Bei der Betrachtung der obengenannten Zahlen muß man annehmen, daß der Erforschungszustand der einzelnen Länder sehr verschieden sein kann. Trotzdem glauben wir einige Schlüsse ziehen zu dürfen: die Gesamtzahl der Arten der einzelnen Gebiete ist weniger von der Größe der Oberfläche dieser Gebiete als wahrscheinlich von dem Vorhandensein einer genügend großen Anzahl geeigneter Biotope abhängig. Einige Hinweise in dieser Hinsicht geben auch unsere Untersuchungen in vier verschiedenen Waldtypen Lettlands:

Ichneumoniden	Waldtyp			
	Pinetum cladinosum	Pinetum vaccinosum	Pineto-piceetum myrtillosum	Piceetum compositum
Artenanzahl	65	131	277	432
Die im Laufe einer Stunde gefangenen Individuen .	1,7	4,5	17,8	39,3

Aus der obigen Tabelle geht hervor, daß die Artenzahl der Ichneumoniden in einfacheren Biocenosen verhältnismäßig arm ist; in komplizierteren Biocenosen ist die Anzahl dagegen entsprechend höher. So sind z. B. im Piceetum compositum auf einer Fläche, die nicht größer als 1 km² war, ca. 35% der Arten, die überhaupt in Lettland festgestellt sind, vertreten. Also birgt ein Wald, dessen Fläche ungefähr 0,0015% der Gesamtfläche von Lettland ausmacht, etwa 35% aller Ichneumonidenarten dieses Landes. Aus all diesen Feststellungen geht klar hervor, daß die Verteilung der Ichneumonidenfauna in einem Lande sehr ungleichmäßig sein kann. Für Lettland habe ich gewagt, eine solche natürlich sehr schematische Karte aufzuzeichnen. Ohne irgendwelche Zeichen sind auf der Karte solche Ortschaften angegeben, in welchen im jährlichen Durchschnitt während einer Beobachtungsstunde bis zu 2, mit schwarzem Punkt bis zu 5, mit Ringel bis zu 20 und mit Ringel, in denen ein Kreuz eingezeichnet ist, bis zu 40 Ichneumoniden im Gesichtskreis des Beobachters auftreten werden. Die Aufzeichnung der Karte ist auf Grund der quantitativen Untersuchungen einzelner Biotope und deren Vorhandensein in der Natur geschehen, wobei nur solche Biotope eingezeichnet sind, die nicht geringer als 100 ha waren. Die auf der Karte angegebenen Zahlen sind Mittelwerte; in der Zeitspanne während der größten Aktivität der Ichneumoniden, in den Monaten August bis September, sind die Zahlen viel höher.



Schematische Karte der Verbreitung der Ichneumoniden in Lettland. Die Erklärung im Text.

Vom Standpunkt der Biogeographie ist Lettlands Ichneumonidenfauna besonders interessant. Ungeachtet dessen, daß Lettland vom geographischen Standtpunkt aus zu Osteuropa gehört, ist dessen Ichneumonidenfauna stark von der westeuropäischen Fauna beeinflusst. Dieser Umstand ist durch historische (Wiederherstellung der Fauna nach den Eiszeiten) sowie durch rezente ökologische Umstände bedingt. Für viele Arten, die im maritimen Klima entstanden sind, bilden die kontinentalen Bedingungen Osteuropas eine Barriere für ihr weiteres Vordringen nach Osten. Wahrscheinlich haben deshalb 28% der Ichneumonidenarten in Lettland die Ostgrenze ihrer Verbreitung; mindestens sind sie weiter ostwärts bisher nicht festgestellt worden. Als Beispiele der Arten westeuropäischen Ursprungs seien folgende genannt: *Platylabus uranius* Dahlm., *P. daemon* Wesm., *P. iridipennis* Grav., *Orotylus mitis* Wesm., *Exephanes femoralis* Brischke, *Lissonota magdalenae* Pfank., *Glypta ulbrichti* Haberm. und viele andere. Die Zahl bekannter osteuropäischer Arten ist gering, z. B.: *Arenetra favonii* Kuzin (aus Sibirien, Akmolinsk, Lettland), *Ophion areolaris* Brauns, *Trichocryptus aquaticus* Thoms. und andere. Arten mit holarktischer Verbreitung sind 53, z. B.: *Perithous divinator* Rossi, *Hypomecus quadriannulatus* Grav. und einige andere. Die Arten der Gattung *Mesoleius* kann man als Anzeichen der Borealität betrachten, so sind z. B. in Schweden (mit Lappland) 101 Arten festgestellt worden, für Großbritannien sind entsprechend 41, für Holland 44, für Lettland 33, für Thüringen 20 und für Spanien nur 6 Arten festgestellt worden. Wenn man das soeben Festgestellte in Betracht zieht, muß man wahrscheinlich Lettlands Ichneumonidenfauna zum Nordteil Mitteleuropas zuteilen. Laut unseren Untersuchungen sind in Lettland südliche Arten reicher vertreten als boreale. Als Beispiele für erstere seien folgende genannt: *Listrodromus nyctemerus* Grav., *Ichneumon proletarius* Wesm., *Sinophorus thuringiacus* var. *scaponiger* Ozols, *Barylypa uniguttata* Grav., *Netelia caucasica* var. *nigrocincta* Ozols und andere. Beispiele für boreale Arten: *Polyblastus genalis* Thoms., *Mesoleius autumnalis* Woldst., *Exochus ratzeburgi* Holmgr. und einige andere. Es ist möglich, daß einige Arten, z. B.

Ischnocryptus lachesis Kriechb. (Bayern, Lettland), *Saotis compressiventris* Strobl (Tirol und Lettland) und auch einige andere eine boreo-alpine Verbreitung haben. Wir glauben, daß ein so kleines Territorium wie Lettland keine endemischen Arten besitzt, es haben jedoch einige bei uns vorkommende Arten ein sehr eng begrenztes Areal — z. B. *Platylabus uranius* Dahlm., *Exephanes femoralis* Brischke, *Ophion fuscicollis* Hellen, *Meloboris hygrobica* Thoms. Zusammenfassend muß man feststellen, daß die Ichneumonidenfauna Lettlands zum Nordbezirk des mitteleuropäischen Faunagebietes gehört. Die Wiederherstellung der Ichneumonidenfauna in postglazialer Zeit ist von Westeuropa aus vor sich gegangen. Solch eine Feststellung steht in guter Übereinstimmung mit den Ansichten der Botaniker über die Herkunft von breitblättrigen Laubwäldern in Osteuropa (Krascheninnikoff — 1939, Neustad — 1958). Man muß dabei bemerken, daß die Hauptanzahl unserer Ichneumoniden Bewohner der Laubwälder sind.

Die Biologie unserer Ichneumoniden ist ungenügend erforscht. 171 Ichneumonidenarten sind aus bekannten Wirtstieren gezüchtet worden, dabei sind mehrere neue Zusammenhänge zwischen Parasit und Wirt festgestellt. 48,9% der Ichneumonidenarten sind aus Lepidopteren, 34,6% aus Hymenopteren, 13,7% aus Coleopteren, 1,9% aus Dipteren und 0,9% aus Arachnoideen gezüchtet worden. Als Beispiele neuer oder wenig bekannter trophischer Beziehungen seien genannt: *Deuteroxorides albitarsus* var. *nigricornis* Clement aus *Callidium aeneum*, *Polyblastus rufipes* var. *praedator* Holmgr. aus *Pteronidea melanocephala*, *Hemiteles tenuicornis* Grav. aus *Tegenaria derhami* (Spinne), *Hemiteles esenbeckii* Grav. aus *Evetria duplana*, *Phygadeuon trichops* Thoms. aus *Chortophila brassicae*, *Cryptus titillator* L. aus *Hylotrupes bajulus*, *Glypta kawalli* Ozols aus *Epiblema grandaevana*, *Polyselasmus semiluctuosus* Voll. aus *Pteronidea fuscomaculata*, *Spudaea latvica* Ozols aus *Cladius pectinicornis*, *Diadegma crassicornis* Grav. aus *Hydroecia micacea*, *Hyposoter romani* Ozols aus *Pamphilus sylvaticus* und andere.

Zum Schluß muß man feststellen, daß noch viel Arbeit zu leisten ist, um einen guten Überblick über Lettlands Ichneumonidenfauna zu gewinnen.

LITERATURVERZEICHNIS

- AUBERT, J. F., Entomophaga, II, no. 3, 1957, p. 213—243. — BISCHOFF, H., Beitr. z. Nat.- und Kulturgesch. Litauens, 1925, p. 278—337. — BRAUNS, S., Arch. Naturg. Mecklenb. XLIII, 1889, p. 92. — CEBALLOS, G., Catalogo de los Himenopteros de España, 1956, p. 134—200. — CIMDINSCH, M., Latvijas PSR ZA vestis, Nr. 5 (154), 1960, p. 152—160. — FISCHER, J., Versuch einer Naturg. von Livland, 1778. — GAILITIS, L., Acta Acad. Agriculturae Jelgavensis, I, no. 2, 1940, p. 117—131. — HABERMEHL, H., Deutsch. Ent. Zeitschr., 1926, p. 212, und andere Arbeiten. — HELLEN, W., Not. Entomol., Vol. XXXIII, 1953, p. 1, 13, und andere Arbeiten. — KAWALL, H., Korrespbl. d. Nat. Ver. z. Riga, 1855, p. 41—61. — KAWALL, H., Ibid., 1864, p. 110—115. — KAWALL, H., Enneas Ichneumonidarum Curoniae, quas descripsit novas, 1869, und einige andere Arbeiten. — KRIECHBAUMER, Zeitschr. Hym. Dipt., 1901, H. 1, p. 18—24. — MORLEY, C., British Ichneumons, 1903—1913. — OBRTEL, R., ŠEDIVÝ, J., Klič zvirény ČSR, II, 1957, p. 96—161. — OZOLS, E., Konowia, 1927, p. 62—64. — OZOLS, E., Konowia, 1928, p. 135—146. — OZOLS, E., Fol. Zool. Hydrobiol., 1931, p. 175—191. — OZOLS, E., Fol. Zool. Hydrobiol., 1934, p. 1—12. — OZOLS, E., Fol. Zool. Hydrobiol., 1941, p. 53—82. — OZOLS, E., Fol. Zool. Hydrobiol., 1942, p. 322—327. — OZOLS, E., Ibid., p. 327—329. — OZOLS, E., Rev. d'Entomol. del'URSS, 1957, p. 869—876. — OZOLS, E., Fauna d. Lettischen SSR, I, 1958, p. 129—167. — OZOLS, E., Ibid., II, p. 122—149, und einige andere Arbeiten. — POPOFF, V. V., Zhivotnij mir SSSR, IV, 1953, p. 317—378. — ROMAN, A., Entomologisk tidskrift, 1939, p. 176—205. — SCHMIEDEKNECHT, O., Opuscula Ichneumonologica, 1902—1936. — TEUNISSEN, H. G. M., Tijdschrift voor Entomol., 1946 (1948), p. 10. — MUESEBECK, C. F. W., KROMBEIN, K. V., TOWNES, H. K., Hym. of America north of Mexico, 1951, p. 184—425.

PARALLÉLISME ET ISOLEMENT DANS LE PEUPLEMENT SPHECIDOLOGIQUE DES RÉGIONS OCCIDENTALE ET ORIENTALE DE LA ZÔNE MÉDITERRANÉENNE

PAUL ROTH

Les affinités entre la faune irano-touranienne et celle de l'Afrique du Nord ont, depuis longtemps, été mises en relief par nombre de zoologues et notamment par Seurat, Henri Gauthier, de Bergevin, de Peyerimhoff, Bedel, Théry, Balachowsky. Résumant ces constatations, le Dr. Bodenheimer concluait (Soc. Biogéogr. VI, 1938, 66—79): "A small, but significant relict fauna distributed all over North Africa, is connected by distribution and systematic affinity with the present days fauna of the steppes and high plateaux of Central and Anterior Asia and of South Russia, i. e. with the Irano-Turanian element. It often occurs in steppic environments between the littoral Mediterranean and the desert Sahara-Sindian fauna. It occurs in small enclaves at higher altitudes with the Eremian region, ex gen. the Sinai and Hoggar mountains."

Plus récemment encore, le Dr. Giordani-Soika précisait (C. R. Biogéogr. 293, 1957, pp. 5—6) l'extension de cette zone de peuplement qui, d'après lui couvrirait aussi, en Europe occidentale, la Péninsule Ibérique et une partie de la France méridionale (Languedoc maritime).

A l'appui de cette théorie, je voudrais apporter quelques exemples entomologiques empruntés à la Sous-famille des *Sphecinæ* (Hyménoptères — *Sphégidae*) que j'étudie plus particulièrement.

Il suffit de parcourir des travaux récents sur les faunules sphécidologiques du Moghreb (Maroc—Algérie—Tunisie), de Libye, d'Égypte et d'Israël, pour remarquer la présence ubiquiste de certaines espèces tout au long de la zone Sud-Méditerranéenne. Chez les *Sphecinæ*, il en est ainsi notamment d'*Ammophila* (*Eremochares*) *algira* Kohl, *Ammophila erminea* Kohl, *A. producticollis* Morice, *A. quadraticollis* Costa, *Sphex* (*Prionyx*) *eatoni* Morice. Il s'agit, en général, de formes steppiques ou subdésertiques, dont l'aire de dispersion s'étire en bordure du désert saharo-libyen, prolongé par le Sinai et le Negev. Mais d'autres espèces, également répandues dans la même zone que les précédentes, remontent en outre au nord-est, atteignant l'Iran, la Transcaucasie et le Turkestan: telles sont *Ammophila* (*Podalonia*) *atrocyanea* Eversm., *A. (P.) ebenina* Spin. (= *micipsa* Morice), *A. (Eremochares) lutea* Tasch., *A. (E.) dives* Brullé. Un exemple de l'aire maxima de dispersion spécifique nous est enfin offert par *Sphex* (*Palmodes*) *melanarius* Mocs., dont l'extension, outre l'Asie Mineure et l'Afrique du Nord, englobe la Péninsule Ibérique.

Chez toutes les espèces que nous venons de citer, la dispersion ne modifiait pas la forme type, ou seulement d'une façon insignifiante. Par contre, le cas est fréquent d'autres espèces qui manifestent régionalement des formes subspecifiques bien individualisées. Parmi celles qui intéressent la zone nous occupant, je mentionnerai les suivantes:

Sphex (*Prionyx*) *viduatus* Christ. — Il s'agit d'une grande espèce polymorphe, répandue en Espagne, dans une grande partie de l'Afrique — dont l'Afrique du Nord-, le Proche- et le Moyen-Orient, le Sud de la Russie, l'Afghanistan, l'Inde et jusqu'en Indo-Chine. Dans la zone Sud-Méditerranéenne, elle est représentée par plusieurs sous-espèces: *viduatus viduatus* Christ. en Afrique du Nord, en Syrie et en Israël; *viduatus perezii* Berland sur les confins sahariens, *viduatus pollens* Kohl en Grèce; et, aux deux pôles de la dite zone, *viduatus mocsaryi* Kohl, qui habite symétriquement, d'une part, à l'ouest, l'Espagne, d'autre part, à l'est, la Perse et la Russie du Sud.

L'extension de *Sphex* (*Palmodes*) *occitanicus* Lep. et Serv., est un peu plus restreinte que celle de *viduatus*: elle ne comprend, en Afrique, que l'extrême nord du continent; par contre, elle englobe presque tout le pourtour septentrional de la Méditerranée et atteint la Chine. L'espèce manifeste une grande variabilité et comporte de nombreuses

formes régionales proprement subspécifiques. Parmi ces formes, celles qui sont franchement mélanisantes ont souvent été confondues entre elles et réunies sous le vocable de « variété *syriacus* ». Après examen d'un abondant matériel, j'estime, quant à moi, qu'il convient de réserver le nom de *syriacus* Mocsary, avec rang subspécifique, à une forme, dont j'ai vu les types, géographiquement localisée dans le Moyen-Orient (Syrie, Palestine, Rhodes). Par contre, j'ai acquis, toujours après examen des types, la conviction qu'il faut rattacher subspécifiquement à *occitanicus* d'autres formes noires décrites comme espèces indépendantes, telles que *S. puncticollis* Kohl et *S. cyrenaicus* Gribodo. D'autres formes mélaniques, plus ou moins confondues avec les précédentes, existent dans toute l'Afrique du Nord et dans la Péninsule Ibérique.

Sans entrer dans l'étude approfondie de ce complexe, nous devons constater la quasi-identité des formes noires qui habitent les deux pôles de la zone méditerranéenne, c. à d., d'une part, l'Espagne et le Portugal, et, d'autre part, la Turcménie et la Perse; on peut les réunir sous le nom subspécifique de *S. occitanicus puncticollis* Kohl. Les formes qui habitent les régions intermédiaires sont différentes et à rattacher à d'autres sous-espèces (*Cyrenaicus* et *syriacus* notamment).

Sphex afer Lep. (= *pachysoma* Kohl = *tristis* Kohl) est une espèce strictement méditerranéenne. La forme moghrébine est *afer afer* Lep. La sous-espèce de la Méditerranée orientale (Rhodes, Chypre, Israël, Caucase et Transcaspié) est *afer sordidus* Dahlb. Or c'est cette dernière forme qu'on retrouve aussi, communément, en Espagne, c. à d. au pôle opposé de la zone considérée.

Ces trois exemples dénotent une convergence remarquable aux deux pôles de la zone méditerranéenne dans l'évolution des espèces polymorphes qui peuplent cette zone. Mais d'autres exemples vont mieux encore illustrer ce fait.

En 1932, j'ai décrit (Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique du Nord, XXIII, pp. 82—84) *Ammophila nadigi* d'après deux ♀ prises par les Nadig à Ifrane (Moyen Atlas marocain); depuis, j'en ai vu plusieurs autres exemplaires, toujours d'Ifrane. Or mon savant collègue suisse de Beaumont vient de retrouver l'espèce en provenance d'Espagne (Albarracin); de plus, il a pu constater qu'il s'agissait d'une sous-espèce d'*Ammophila striata* Mocs., décrite de Sibérie mais habitant aussi l'Asie Mineure (Taurus, Anatolie). Les deux aires de dispersion dans la zone méditerranéenne, situées aux deux pôles de celle-ci, apparaissent séparées par un hiatus absolu.

Tel est aussi le cas pour *Sphex* (*Prionyx*) *nudatus*, décrit par Kohl, en 1885, de Sarepta et du Caucase. Plus tard, en 1890, l'auteur crût, à tort, devoir réunir *nudatus* à *mocsaryi* Kohl (= *argentatus* Mocs.), qui n'est qu'une sous-espèce de *viduatus*, ainsi que l'examen du type de Mocsary m'a permis de le vérifier. En fait, *nudatus* est une bonne espèce, parfaitement différenciée comme l'a établi de Beaumont, qui l'a citée du Nord de l'Iran (Mitt. Schweiz. Ent. Ges., XXX, 1957, p. 130); or cette espèce se retrouve curieusement en Espagne (Dusmet et Mercet l'y ont souvent capturée, mais, se référant à Kohl, l'ont confondue avec *mocsaryi*) et au Maroc (Moyen-Atlas). On ne la connaît, par contre, d'aucune autre région.

A ces exemples de bipartition symétrique intéressant une même espèce, on peut en ajouter d'autres qui concernent des espèces vicariantes. On sait que ce terme désigne des formes considérées comme spécifiquement distinctes, quoique peu différentes, occupant dans la nature des stations analogues, mais géographiquement séparées. Je citerai, dans cet ordre d'idées, le cas d'*Ammophila sabulosa* L. et *A. assimilis* Kohl. La première de ces espèces, commune dans une grande partie de l'Europe — notamment en France et en Espagne — et représentée au Maroc et en Algérie par la sous-espèce *touareg* André-, semble manquer totalement dans le bassin oriental asiatique et nord-africain de la Méditerranée. Elle y est remplacée par *A. assimilis*, morphologiquement très analogue, connue seulement du Moyen-Orient (Syrie, Israël) et d'Asie Mineure.

L'interprétation des faits que je viens d'exposer demeure délicate. Les *Sphecinae*, comme beaucoup d'autres Hyménoptères, sont d'excellents voiliers, capables de se déplacer et, le vent aidant, de rayonner sur de vastes territoires. Cependant, comme l'a démontré Leclercq (Exploration du Parc National de l'Upemba — Fasc. 34: *Hymenoptera Sphecoidea* — *Sphecidae*, I: Subf. *Sphecinae*; Bruxelles, 1955 — pp. 100—101), leur répartition est loin de ne présenter aucun intérêt zoogéographique. Leurs groupes les plus expansifs comportent presque toujours, en effet, des lignées bien localisées et accommodées; l'accommodation dépend ici principalement, semble-t-il, d'une part du climat et de la nature du terrain (exigences de la nidification), d'autre part de la spécificité des proies servant de nourriture aux larves, — spécificité liée elle-même à diverses conditions de milieu, phytogéographiques notamment.

Nous avons vu qu'une large zone substeppique relie, par l'Afrique du Nord, la Péninsule Ibérique à l'Asie Mineure, — ce qui explique l'existence d'espèces communes tout au long de cette zone. Les microbiotopes qui s'y rencontrent ont toutefois favorisé l'éclosion d'écotypes, évoluant localement, par la suite, vers la formation de géotypes et de sous-espèces. A ce stade, la ressemblance (pour ne pas dire l'identité) des formes se retrouvant aux deux extrémités de la zone considérée est remarquable. Cependant il ne s'agit pas, à mon avis, d'une évolution convergente d'écotypes, mais plutôt d'une conservation d'un type primitif, les sous-espèces habitant les régions intermédiaires correspondant, elles, à des formes évoluées par adaptation (cas de *Sphex viduatus*, *S. occitanicus*, *S. afer*).

Ce qui paraît corroborer cette interprétation, c'est la disparition, constatée dans certains cas (*Sphex nudatus* p. ex.), de par toutes les régions géographiquement intermédiaires, de représentants actuels de l'espèce considérée, laquelle reste alors localisée parallèlement aux deux pôles de la zone étudiée. Un stade encore plus avancé correspondrait à l'évolution en sous-espèces (cas d'*Ammophila striata* et ssp. *nadigi*) ou même en espèces vicariantes (cas d'*Ammophila sabulosa* et *assimilis*) des individus ainsi symétriquement isolés.

PROBLEME DER VERBREITUNG UND GEOGRAPHISCHEN VARIATION EINIGER INDO-AUSTRALISCHEN EUMENES-ARTEN (Hymenoptera, Eumenidae)

Dr. J. van der VECHT, Leiden

Aus Untersuchungen über Morphologie und Verbreitung von *Eumenes arcuatus* (F.) und verwandten Arten im indo-australischen Gebiet wird konkludiert, daß die jetzt lebenden Formen als Nachkommen zweier Einwanderungen aus dem kontinentalen Asien zu betrachten sind. Die erste Invasion wird repräsentiert durch einige zum Teil seltene Arten, welche meist im Urwald leben, die zweite durch zwei weit verbreitete, polytypische Arten (*E. flavopictus*, orientalisches, und *E. arcuatus*, australisches) und sechs lokale, insulare und monotypische Arten. Die zwei polytypischen Arten bestehen beide aus einer weit verbreiteten zentralen Subspezies und einer Anzahl mehr oder weniger abweichenden Subspezies auf den umgebenden Inseln. Daß die Zeichnung dieser Wespen in den stabilen Teilen des Verbreitungsgebiets auffallend konstant ist, wird ihrer Funktion als Warnfärbung zugeschrieben; die auffallenden Abweichungen der marginalen insularen Populationen können zum Teil als Folgen genetischer Verarmung gedeutet werden. — (Die ausführliche Arbeit wird an anderer Stelle veröffentlicht.)

THE ZOO-GEOGRAPHICAL FACTOR IN ECONOMIC ENTOMOLOGY ON PACIFIC ISLANDS WITH SPECIAL REFERENCE TO NEW GUINEA

J. J. H. SZENT-IVANY

Department of Agriculture, Stock and Fisheries, Port Moresby, Territory of Papua

In this paper a parallel is drawn between the geographical origin of the insect pests of the isolated group of the Hawaiian Islands and those of the New Guinea mainland and its adjacent islands which are in close vicinity to larger land masses such as Australia in the South and the Asian mainland in the North through the Indonesian Archipelago.

Fullaway and Krauss (1945) in the preface to their book entitled "Common Insects of Hawaii" mention that Dr. Perkins, in the introduction to the Fauna Hawaiiensis, refers to the following classification of Hawaiian insects: "1. 'Introduced', i.e. species imported by man; 2. 'Immigrant', i.e. species occurring elsewhere but which have reached the islands by natural means; 3. 'autochthonous', i.e. species peculiar to the islands for which the older and more often employed term 'endemic' is used." Fullaway and Krauss (1945, p. 9) give an approximate census of species of animals in the Hawaiian Islands, compiled by E. H. Bryant, Jr. in 1932. According to this classification, the number of endemic insect genera in Hawaii is 229, the number of endemic species is 3754, the number of indigenous species (which probably include all those insects which are original inhabitants in the Hawaiian Islands but they occur also in other areas) is 43 and the number of introduced species is 813. This means that the total number of introduced insects in 1932 was not less than 17.63% of the whole insect fauna of the Hawaiian Islands.

However, the number of introduced insects, especially of those of economic importance, grew considerably during the last 28 years. Mr. A. Thistle has kindly reported (in litteris, 7th July 1960) that "it can be stated that an extremely high percentage (somewhere in the high nineties) of the pest species of economic importance were "introduced" accidentally by man or are 'immigrants'. There are only eight or ten pest species which are classified as endemic or autochthonous. In spite of a vigilant quarantine system, new pests are discovered almost every year". Dr. J. L. Gressitt has kindly advised the author (in litteris, 10th July 1960) that he estimated the non-indigenous insect pests of the Hawaiian Islands about 98 per cent of all recorded pests.

In contrast to the isolated group of Hawaiian Islands, the great island of New Guinea, with its adjacent smaller islands (the Bismarck Archipelago, Bougainville, the Trobriands, D'Entrecasteaux and the Louisiada Archipelago) has a high percentage of insect pests which can be considered autochthonous or endemic in the sense of Perkins, Krauss and Fullaway. This thesis will be developed in this paper by analysing the geographical origin of the major insect pests of the most important cultivated plants in New Guinea.

1. *Cocos nucifera*. Amongst the major pests of the coconut palm, there is only one introduced species. This is *Oryctes rhinoceros* (L.), an original inhabitant of the Asian mainland and some Asian Islands (Gressitt 1953, p. 1). It is presumed that *O. rhinoceros* was accidentally introduced to New Britain and New Ireland from the Palau Islands in about 1943. In 1959, J. H. Ardley also found this species, a well-known severe pest of coconuts, on Pak Island in the Admiralties (Manus Group). It is also known from Netherlands New Guinea; however, it has not been recorded so far from the Eastern part of the mainland of New Guinea.

All other major pests of coconut are indigenous or endemic species of New Guinea. Indigenous but not endemic is the hispid *Brontispa longissima* (Gestro) known from Java, Celebes, the Moluccas, New Guinea, Cape York (?), Bismarcks, Solomons, New Hebrides and New Caledonia (Gressitt, 1957). The Palm Weevil *Rhynchophorus ferrugineus* Ol. is indigenous to the whole Indomalayan Region and Melanesia (Lepesme, 1947, p. 614), the dynastid *Scapanes australis* Boisd. is recorded from the New Guinea mainland and from the Philippines (Lepesme, 1947, p. 474) and the near

related *S. grossepunctatus* Sternb. is known from the Bismarck Archipelago, Bougainville and the British Solomon Islands. The other major pests of coconut are all endemic species. These are: the mecopodids *Eumossula gracilis* Will., *Segestidea insulana* Will., *Segestidea hanoverana* Will. (Szent-Ivany, 1956; Willemse 1957, 1958), and the hispid *Promecotheca papuana* Csiki, recorded by Gressitt (1957, p. 240) from North East New Guinea, Manus, New Britain and Bougainville. Thus eight of the 9 major insect pests of the most important cash crop of New Guinea are indigenous species.

2. *Theobroma cacao*. None of the major pests of cacao in New Guinea are introduced species. In fact, apart from the Cacao Stem Borer *Pantorhytes plutus* Oberth. (Coleopt., Curculionidae) (Dun, 1954; Froggatt, 1938) which was also recorded from the Solomon Islands, all other major pests of cacao are endemic species of New Guinea. These are the curculionids *Pantorhytes proximus* Fst., the most important pest of cacao in the Morobe District of New Guinea, *Pantorhytes szentivanyi* Mshl., known only from the Northern District of Papua (Szent-Ivany, 1956, 1959; Marshall, 1957); the mirids *Parabryocoropsis typicus* China & Carv. (until 1958 it was known only from New Britain; in October 1958 G. S. Dun collected specimens at Koitakinumu Estate in the Central District of Papua), *Pseudodoniella pacifica* China & Carv. (New Britain only) (China & Carvalho, 1951; Dumbleton, 1954; Dun, 1954), *Pseudodoniella laensis* Mill. which has been described from the Morobe District (Markham Valley) (Miller, 1957), but was later found also in the Madang District of New Guinea (Szent-Ivany, 1959) and recently at Manokwari (Netherlands New Guinea) as kindly reported by Mr. R. T. Simon Thomas (in litt., 15 June 1960); the coreid *Amblypelta theobromae* Brown (Morobe District of New Guinea, Northern District of Papua) (Brown 1958, 1958 a); the limacodid *Pinzulenza kukisch* Hering, which was found in recent years as a severe defoliator of *Theobroma cacao* in the Madang District of New Guinea and in the Gulf District of Papua.

3. *Hevea brasiliensis*. Only one insect can be considered a major pest of rubber, namely the coreid *Amblypelta lutescens papuensis* Brown, which is the Papuan subspecies of the Queensland Fruitspotting Bug (*Amblypelta lutescens* Dist.). So far it has been found in four of the six districts of the Territory of Papua (Brown 1958, 1958 a; Szent-Ivany 1959; Szent-Ivany and Catley 1960). Besides cacao it is a major pest of various other cultivated plants.

4. *Coffea arabica*. Apart from the Coffee Leafroller, *Homona coffearia* Nietn. which has a very wide area of distribution in the oriental region, all major insect pests of this important crop of Highland areas (3000—7000 feet above sea level) are endemic to the New Guinea mainland, some of them being restricted to very small areas. These are the curculionid, *Meroleptus cinctus* Mshl. (tribe Cryptorrhynchini) (Marshall, 1959), a stemgirdler of coffee bushes in the Eastern Highlands District (Goroka and Kainantu Subdistricts). It was also found by Simon Thomas at Kota Nica, Netherlands New Guinea (Marshall, 1959) and besides *Coffea arabica* it is a pest of *Ipomoea batatas* (Szent-Ivany & Barrett, 1960). Autochthonous species of the New Guinea mainland are the celeuthetin curculionids *Oribius destructor* Mshl. (known earlier from the Eastern and Western Highlands, recently found by Ardley also in the Morobe Highlands and by P. Owers in the Southern Highlands) and *O. inimicus* Mshl. (= *O. hostis* Mshl.) a defoliator of *Coffea arabica* in some parts of the Eastern and Western Highlands (Marshall 1957, 1959; Szent-Ivany, 1958). A third species, causing severe defoliation to *Coffea arabica* is the curculionid *Aulacophrys facialis* Mshl., which is restricted to the Kainantu Subdistrict of the Eastern Highlands District (Marshall, 1956; Szent-Ivany, 1958; Szent-Ivany & Barrett, 1960). The last three are

stenothermous and stenotopus species being restricted to relatively small areas and to altitudes of 4700 to 7000 feet. Another celeuthetin weevil, *Apirocalus cornutus* Pasc. is a representative of an endemic genus of New Guinea (Marshall, 1956, p. 17). This species was found in the Kainantu subdistrict causing considerable damage to the growing point and foliage of young coffee bushes. It is an eurythermous and eurytopus species, occurring in many parts of the mainland of New Guinea, at altitudes from sea level to 6000 feet and it is also extremely polyphagous (Szent-Ivany, 1958, 1959; Szent-Ivany & Barrett, 1960). A species of the leafhopper genus *Selenocephalus* (Family Jassidae), found earlier (1954—55) as a minor pest of *Coffea arabica* in the Eastern Highlands (Szent-Ivany, 1958), appeared recently in very dense populations in the Kainantu subdistrict, where it caused severe damage to the growing point and the tips of laterals of coffee bushes (Szent-Ivany & Barrett, 1960). The species has not been described so far. It is most likely endemic to the mainland of New Guinea. Mr. R. T. Simon Thomas has kindly advised (in litt., 15 July 1960) that he found this species associated with coffee at the Wissel Lakes in Netherlands New Guinea.

5. Plants of the Subsistence Agriculture.

A. *Ipomoea batatas*. The Sweet Potato has two major pests in New Guinea: a) *Cylas formicarius* F. (family Cyladidae) has a very wide range. Fullaway and Krauss (1945, p. 92) and Essig (1942) believe that it is of asiatic origin. The author is of the opinion that *Cylas formicarius* is indigenous to New Guinea. In this case it must have had other host plants besides *Ipomoea batatas*, before Sweet Potato was introduced to New Guinea, probably many hundred years ago. This must have been one of the indigenous species of Convulvulaceae of New Guinea. In New Guinea, it has not been observed feeding on other plants but *Ipomoea batatas*, but Fullaway and Krauss (1945) recorded it from *Ipomoea pes caprae* in Hawaii. Apparently it also feeds occasionally in yam roots (Essig, 1942). However, this also is an introduced plant in New Guinea. b) *Herse convolvuli* L., the Sweet Potato Hawkmoth is widely distributed in the tropical old world and in Southern Europe. It is most likely of African and Asian origin and an immigrant in the Papuan Zoogeographical Subregion.

B. Taro (*Colocasia*, *Xanthosema*). This important food crop has two major pests, the dynastids *Papuana laevipennis* Arrow and *P. huebneri* Fairm. both indigenous to New Guinea.

C. *Dioscorea* spp. Yam has one major insect pest in New Guinea, the recently described coccid, *Planococcus dioscoreae* Will. (Williams, 1960). This is an endemic species of the Territory of Papua and New Guinea (Sepik and Milne Bay Districts) and it damages mainly stored yam roots. It must have some other indigenous host plants besides yam, as the latter is nonindigenous to New Guinea.

D. *Manihot utilissima*. Cassava has only one major insect pest in New Guinea, the indigenous coreid, *Amblypelta lutescens papuensis* Brown.

E. *Saccharum* spp. Sugarcane is an indigenous plant in New Guinea and it has one indigenous major pest *Rhabdoscelus obscurus* (Boisd.), which has been accidentally introduced to Queensland and Hawaii many years ago. Besides New Guinea, Queensland and Hawaii it was recorded from many parts of the Oriental Region as a pest of sugarcane.

6. Temperate climate crops. The gelechiid *Gnorimoschema operculella* (Zell), which is a major pest of potato (*Solanum tuberosum*) in America, Australia and New Zealand, cannot be considered a major pest in New Guinea, as it was found once only in a little isolated area in the Wau Subdistrict. However, a species of *Papuana* (as yet un-

described) was found as major pest of potato, cabbage (*Brassica oleracea*), turnip (*Brassica rapa*) and strawberry (*Fragaria vesca*) in the Eastern Highlands of New Guinea (Szent-Ivany, 1958). It appears to be an endemic species of the Highlands, restricted to altitudes of 4500 to 6500 feet.

7. Pastures. The melolonthid, *Lepidiota vogeli* Brenske, a major pest of pastures and air strips in the Highlands, was recorded from various parts of Papua and New Guinea (Szent-Ivany, 1958). It is endemic to the Papuan Zoogeographical Subregion.

LITERATURE CITED

- BROWN, E. S. (1958): Revision of the Genus *Amblypelta* Stål. (Hemiptera, Coreidae). Bull. Ent. Res. Vol. 49, Part 3, pp. 509—541. — BROWN, E. S. (1958 a): Injury to Cacao by *Amblypelta* Stål. (Hemiptera, Coreidae) with a summary of food plants of species. Bull. Ent. Res. Vol. 49, Part 3, pp. 543—554. — CHINA, W. E. & CARVALHO, J. C. M. (1951): Four new species representing two new Genera of Bryocorinae associated with Cacao in New Britain (Hemiptera, Miridae). Bull. Ent. Res. Vol. 42, Part 2, pp. 465—471. — DUMBLETON, J. J. (1954): A list of insect pests recorded in South Pacific Territories. Technical Paper No. 79 of the South Pacific Commission, Noumea, New Caledonia, Dec. 1954, pp. 1—196. — DUN, G. S. (1954): Annual Report of the Senior Entomologist 1952—53. The Papua & New Guinea Agr. Gaz. Vol. 8, No. 3, pp. 18—27. — DUN, G. S. (1954 a): Notes on Cacao Capsids in New Guinea. The Papua and New Guinea Agr. Gaz. Vol. 8, No. 4, pp. 7—11. — ESSIG, E. O. (1942): College Entomology. Pp. 1—900. The Macmillan Company, New York. — FROGGATT, J. L. (1938): Weevil Pests of Cocoa. The New Guinea Agr. Gaz. Vol. 4, No. 3, p. 6. — FULLAWAY, D. T. & KRAUSS, N. L. H. (1945): Common Insects of Hawaii. Illustrated by Yasutaro Oda. Pp. 1—228. Tongg Publishing Company, Honolulu. — GRESSITT, J. L. (1953): The Coconut Rhinoceros Beetle (*Oryctes rhinoceros*) with particular reference to the Palau Islands. Bernice P. Bishop Museum Bulletin 212, pp. 1—157. Honolulu, Hawaii. — GRESSITT, J. L. (1957): Hispine beetles from the South Pacific (Coleoptera, Chrysomelidae). Nova Guinea, new ser. Vol. 8, Part 2, p. 205—324. — HERING, M. (1931): Limacodidae. In: Seitz: The Macrolepidoptera of the world. X. Volume: Bombyces and Sphinges of the Indo-Australian Region. Pp. 665—728. — MARSHALL, Sir Guy A. K. (1956): The Otiorrhynchine Curculionidae of the tribe Celeuthetini. Pp. 1—126. Printed by order of the Trustees of the British Museum, London. — MARSHALL, Sir Guy A. K. (1957): Some injurious Curculionidae (Col.) from New Guinea. Bull. Ent. Res. Vol. 48, Part 1, pp. 1—7. — MARSHALL, Sir Guy A. K. (1959): Two weevil pests of coffee in New Guinea (Coleoptera). Papua and New Guinea Agr. J. Vol. 12, No. 1, pp. 44—46. — MILLER, N. C. E. (1957): Two new species of *Pseudodoniella* China & Carv. (Hemiptera, Miridae). Bull. Ent. Res. Vol. 48, pp. 57—58. — SZENT-IVANY, J. J. H. (1956): Two new Stem Borers of Cacao in New Guinea. FAO Plant Protection Bulletin Vol. IV, No. 12, pp. 177—178. — SZENT-IVANY, J. J. H. (1956 a): New Insect pest and host plant records in the Territory of Papua and New Guinea. Papua and New Guinea Agr. J. Vol. 11, No. 3, pp. 82—87. — SZENT-IVANY, J. J. H. (1958): Insects of Cultivated Plants in the Central Highlands of New Guinea. Proc. Tenth Intern. Congr. Entom. Vol. 3, pp. 427—438. — SZENT-IVANY, J. J. H. (1959): Host Plant and Distribution Records of some insects in New Guinea. Pac. Ins. 1 (4), pp. 423—429. — SZENT-IVANY, J. J. H. & BARRETT, J. H. (1960): Some major insect pests in the Highlands of New Guinea. Highlands Bull., Goroka. Vol. I, No. 3. (In press.) — SZENT-IVANY, J. J. H. & CATLEY, A. (1960): Host Plant and Distribution Records of some Insects in New Guinea and Adjacent Islands. Pac. Ins. 2 (3). (In press.). — SZENT-IVANY, J. J. H. & CATLEY, A. (1960): Notes on the Distribution and Economic Importance of the Papuan Tip-wilt Bug, *Amblypelta lutescens papuensis* Brown. Papua and New Guinea Agr. J. Vol. 13, No. 2. (In press.) — WILLEMSE, C. (1957): Notes on Mecopodidae (Orthoptera, Tettigonoidea). Tijdschr. voor Entomologie deel 100, aflavering 1, p. 35—42. — WILLEMSE C. (1958): On some Tettigonoidea injurious to Coconut Palms. Naturhist. Maandbl. 47e Jrg. No. 9—10, pp. 122—125. — WILLIAMS, D. J. (1960): A new species of *Planococcus* Ferris (Coccoidea; Homoptera) on yams in New Guinea. Papua and New Guinea Agr. J. Vol. 13, No. 1, pp. 39—40.

ÜBER RECENTE AREALVERGRÖßERUNGEN BEI MACROLEPIDOPTEREN IN MITTEL- UND NORDEUROPA

GEORG WARNECKE, Hamburg

Seit etwa 100 Jahren sind in Mittel- und Nordeuropa auffallende Arealveränderungen bei Tieren festzustellen. Für die vorangehende Zeit fehlt es an exakten Beobachtungen. Bis auf die Vorgänge bei den Vögeln (Niethammer 1951) besteht noch keine zusammenfassende Übersicht und kein Versuch der Ordnung dieser nicht einheitlichen Vorgänge. Insbesondere gilt dies für die Arealveränderungen bei Schmetterlingen. Ich beschränke mich hier auf die Besprechung von Arealvergrößerungen.

Im voraus stichwortartig einige allgemeine Bemerkungen:

1. Die Arealgrenzen der meisten flugfähigen Tiere, also auch der Schmetterlinge, liegen fest.
2. Es ist auch dort Umweltbezogenheit anzunehmen, wo sie nicht in Bau und Funktion offensichtlich auf eine bestimmte Umwelt hinweist.
3. Die Arealgrenzen sind oft, nicht etwa stets, mehr oder weniger breite Zonen, innerhalb welcher das Vorkommen schwanken kann.
4. Ich lasse hier fort:
 - a) Die sogenannten „Kulturfolger“.
 - b) Alle Arten, über die noch keine Einigkeit besteht, ob sie neu eingewandert oder früher nur übersehen worden sind.
 - c) Die sogenannten „Wanderfalter“.
 - d) Alle Nadelholzarten in Nordwestdeutschland und Dänemark. Diese Arten sind dem seit etwa 200 Jahren begonnenen künstlichen Anbau der in der Litorinazeit hier ausgestorbenen Nadelholzbäume gefolgt.
 - e) Einige Arten, die in den letzten 30 Jahren in Norddeutschland (vor allem Nordwestdeutschland) und auch darüber hinaus über ihre bisherigen Grenzen vorgezogen, inzwischen aber wieder verschwunden sind („Fluktuationen“), wie z. B. *Proserpinus proserpina* Pall., *Mythimna l-album* L. und *M. albigipuncta* Schiff.

Es bleiben 28 Arten, bei denen eine noch andauernde oder stabil gewordene Ausbreitung in Norddeutschland und z. T. darüber hinaus nachgewiesen ist. Aus Raum-mangel kann ich nur auf die folgenden 14 Arten aufmerksam machen, die schon vor Jahrzehnten mit ihrer Arealvergrößerung begonnen haben. Die Jahreszahlen geben selbstverständlich nur allgemeine Anhaltspunkte für den Beginn der Einwanderung. Die aufgeführten Gebiete sind im Laufe der Jahrzehnte neu besiedelt, aber vielfach noch nicht restlos.

1. *Melanargia galathea* L. 1870. Ganz Norddeutschland. — 2. *Hyponephele lycaon* Rott. 1873. Nordwestdeutschland. — 3. *Pararge aegeria egerides* Stgr. 1870. Nordwestdeutschland, ganz Dänemark, Südschweden. — 4. *Heodes virgaureae* L. 1880. Nordwestdeutschland. — 5. *Lysandra icarius* Esp. (*amanda* Schn.). 1880 und besonders von 1900 an. Nordwestdeutschland. — 6. *Heteropterus morpheus* Pall. 1907. Nordwestdeutschland, Dänemark, Südschweden, Südfinnland. — 7. *Carterocephalus silvius* Knoch. 1872. Nordwestdeutschland. — 8. *Roeselia albula* Schiff. 1928. Nordwestdeutschland, Dänemark, Südschweden. — 9. *Oligia fasciuncula* Haw. 1905. Norddeutschland, Südschweden, Südnorwegen, Südfinnland. — 10. *Mythimna sicula* Tr. 1909. Südwestdeutschland, südwestliches Mitteldeutschland. — 11. *Cucullia fraudatrix* Ev. 1900. Norddeutschland, Schweden, Dänemark, Niederösterreich. — 12. *Polychrysis moneta* F.



Die Verbreitung von *Hyponphele lycaon* Rott. in Mittel- und Nordeuropa.

—?— = Nordwestgrenze in Deutschland um 1870.

:: = Seit 1873 neu besiedeltes Gebiet in Nordwestdeutschland.

†† = Verschwunden seit 1940.

1875. Ganz Norddeutschland, Skandinavien, Niederlande, Großbritannien. — 13. *Lomographa trimaculata* Vill. 1893. Südwestdeutschland und südwestliches Mitteldeutschland. — 14. *Eupithecia sinuosaria* Ev. 1892, 1902. Finnland, Schweden, Dänemark, Norddeutschland, von 1935 etwa an auch Niederösterreich, Oberösterreich, östliches Niederbayern.

Ich stelle ausdrücklich fest: Diese Arten besiedeln die neuen Gebiete dort, wo sie schon länger beobachtet werden, in mehr oder weniger großer Dichte, also in den meisten für sie geeigneten Biotopen und mit zahlenmäßig mehr oder weniger starken Populationen.

Ich bezeichne diese Vorgänge als echte Arealerweiterungen und stelle sie den „Fluktuationen“ gegenüber. Als Fluktuationen bezeichne ich wechselnde, in kürzerer Zeit vorübergehende Ausbreitungen, die sich nicht weit von den früheren Grenzen entfernen. Die Arealgrenze ist in diesem Fall eben eine breite Zone, innerhalb derer das tatsächliche Vorkommen periodisch schwankt.

Mit Arealerweiterungen bezeichne ich dagegen einen Vorgang und darauf folgenden Zustand von längerer, säkularer Dauer. Die *Zeitdauer* scheint mit das wichtigste Kriterium zu sein, weit wichtiger als die Größe des neu besiedelten Areals. Denn dieses neu besetzte Gebiet ist ja in allen Fällen, selbst wenn es große Teile Mitteleuropas umfaßt, im Vergleich zum Gesamtareal nur minimal, auch da, wo die Entfernung von den Ausgangsgrenzen bis zu den äußersten Grenzen des neuen Areals 200 km oder wie in einigen Fällen 500 bis 650 km beträgt.

Was die Zeitdauer anlangt, so möchte ich als untere Grenze 50 Jahre einsetzen; das wären 50 Generationen oder bei zweibrütigen Arten schon 100 Generationen. Das heißt also: Wenn eine Art sich schon etwa 50 Jahre lang in neu besiedelten Gebieten in ungefähr gleichbleibender oder in steigender Areal- und Populationsdichte hält, dann ist

das als echte Arealerweiterung ihres Verbreitungsgebietes zu bezeichnen. Selbstverständlich können wir nur von der Gegenwart aus urteilen. Denn schließlich steht — auf weite Sicht gesehen — alles Geschehen stets unter dem Gesetz des Wechsels.

Aber man sollte das sich vor unseren Augen abspielende gegenwärtige verschiedenartige Geschehen doch in ein Ordnungsschema zu bringen versuchen. Deswegen erscheint es mir zweckmäßig, die in der Gegenwart schon vorübergehenden Schwankungen an den Arealgrenzen (= „Fluktuationen“) von den — sagen wir — „stabilen“ Arealvergrößerungen, d. h. Arealerweiterungen längerer Zeitdauer zu trennen.

Was sind nun die Gründe für diese vor unseren Augen ablaufenden Arealvergrößerungen? Ich darf meine Meinung an den Anfang stellen. Mir erscheinen alle Erklärungsversuche bisher recht problematisch. Vielfach wird allein das Klima für die rezenten Ausbreitungen verantwortlich gemacht. Besonders finnische Zoologen haben sich eingehend mit den hiermit in Zusammenhang stehenden Problemen befaßt (Symposium 1952).

Gewiß wird das Klima in sehr vielen (in allen?) Fällen eine Rolle spielen. Aber eine so komplexe Erscheinung wie das Klima — Peus (1958) nennt es einen menschlich geprägten Komplexbegriff — scheint mir in Beziehung auf Veränderungen in der lebendigen Welt der Analysierung bisher noch nicht zugänglich zu sein. Sicher ist eines: Eine Komponente allein dürfte nicht ausreichen. Die Versuche der Physiologen, die die Wirkung eines Einzelfaktors zu ergründen versuchen, sind jedenfalls nur mit stärkster Einschränkung verwertbar. Daher dürfte auch der Rückschluß auf die von einer bestimmten Tierart bevorzugte Intensität eines Einzelfaktors, der im Freien gemessen ist, z. B. Wärme, nicht ohne weiteres möglich sein. Es ist, gewiß zutreffend, darauf hingewiesen worden, daß in der Regel nicht der eine oder andere Mechanismus, sondern eine Kombination verschiedener Faktoren entscheidend ist, um ein Tier z. B. auch an eine bestimmte Umgebungstemperatur anzupassen.

Zu der Frage des Klimas als auslösendem Faktor noch ein Bedenken: Es sind doch nur recht minimale Klimaschwankungen, die jetzt vor sich gehen, insbesondere gemessen an den Klimaänderungen seit der Zeit des postglazialen Klima-Optimums. Wenn wirklich diese geringen Klimaschwankungen der Gegenwart der einzige oder auch nur der Hauptfaktor für Arealänderungen sein sollten, so müßten wir einen ständigen kaleidoskopartigen Wechsel aller Grenzen sehen und auch die Auflösung zusammenhängender Areale in disjunctierte Teile. Davon kann aber tatsächlich keine Rede sein; die Arealgrenzen der allermeisten Arten liegen nach wie vor fest.

Weiter läßt sich ein erhebliches Bedenken gegen den alleinigen Einfluß des Klimas aus den Vorgängen selbst ableiten: Nach herrschender Auffassung hat im nordatlantischen Gebiet seit 1900 eine mehr oder weniger „beträchtliche“ Erwärmung stattgefunden, und zwar sind es in Mitteleuropa wahrscheinlich zwei Phasen, von 1900 bis 1940 eine feuchtwarme (ozeanische), seit 1940 eine trockenwarme (kontinentale).

Nun aber: Zu diesen Erwärmungsphasen passen die Einwanderungszeiten der oben angeführten Schmetterlingsarten überhaupt nicht! Fünf von ihnen haben schon Jahrzehnte vor 1900 mit der Ausbreitung begonnen. Es ist auch gar keine Beziehung zu dem Herkunftsland der einzelnen Arten zu erkennen; auch in der ozeanischen Phase sind südöstliche Arten eingewandert.

Wie komplex die Ursachen sein müssen, dafür sei als Beispiel *Hyponephele lycaon* angeführt: Einwanderung in Nordwestdeutschland und starke Populationen in allen für diese Art geeigneten trockenwarmen Biotopen; aber gleichzeitig nahm *lycaon* in Südfinnland, wo sie seit den 1820er Jahren an vielen Stellen gefunden wurde, von 1904 bis 1936 immer mehr ab, ist seit 1940 nicht mehr beobachtet und daher wohl ausgestorben (Suomalainen 1958). Übrigens ist die Art auch in vielen Teilen der Oberlausitz verschwunden (Abbildung auf Seite 539).

Es werden als Erklärung für diese neuzeitliche Ausbreitung noch andere Faktoren zu prüfen sein. Wir stehen hier allerdings erst am Anfang. Von Ornithologen wird gelegentlich als „deux ex machina“ die Mutation zu Hilfe gerufen, manchmal auch nur eine ökologische Umstellung. Die Entomologen neigen mehr dazu, anzunehmen, daß die Tendenz zur Ausbreitung nur temporär sei; einer Ausbreitungswelle folge wieder eine lange Zeit der Inaktivität. Aber damit bleibt die Frage nach den Auslösfaktoren der Ausbreitungswellen unbeantwortet. Der Populationsdruck, die Wirkung von Überbevölkerungen, wird keine Rolle spielen. Der Populationsdruck, der ja nur temporär ist, löst die Fluktuationen aus, aber für wirkliche Arealerweiterungen hat er, jedenfalls nach den bisherigen Feststellungen, keine Bedeutung.

Um auf alle diese Dinge eine befriedigende Antwort geben zu können, mangelt es noch an ausreichendem Material. Man sollte aber nicht in die Zeit des Rationalismus zurückverfallen, der für jede Frage eine Antwort bereit hatte. Es muß sorgfältiger als bisher Material gesammelt werden, und dann sollte man geduldig den weiteren Zeitablauf abwarten.

SCHRIFTTUM

NIETHAMMER, Günter (1951): Arealveränderungen und Bestandsschwankungen mitteleuropäischer Vögel. Bonn. Zool. Beitr., 2., 12: 17—54. — PEUS, F. (1958): Ökologische und historische Einordnung der jüngsten Übervermehrung und Verbreitung der Misteldrossel (*Turdus viscivorus*) in Mitteleuropa. J. Orn. 99, 3: 297 ff. — SUOMALAINEN, Esko (1958): *Epinephele lycaon* Rott. in Finnland. Ann. Ent. Fenn., 24, Nr. 4: 168—181. — Symposium (1952): The recent climatic fluctuation in Finland and its Consequences. A Symposium. Fennia, 75: 1—128.

DIE VERBREITUNG DER TENDIPEDIDEN- (Chironomiden-)LARVEN IN DEN FLÜSSEN DES EUROPÄISCHEN NORD-OSTENS UND IHRE BEDEUTUNG IN DER BIO- UND PALÄOGEOGRAPHIE

O. S. ZVEREVA

Komi Filiale, Akademie der Wissenschaft, USSR

Die Forschungsarbeiten wurden in folgenden Flüssen des Territoriums der Komi Republik durchgeführt: der Petschora, der Ussa, der Wytschegda und der Ssyssola. Alle obengenannten Flüsse haben einen ebenen Charakter. Die Tendipediden-Larven wurden im Zuge allgemein-limnologischer Arbeiten gesammelt; dabei wurde festgestellt, daß diese Organismen die weitaus größten und meist verbreiteten Vertreter des Benthos der nördlichen Flüsse und aller Gewässer ihrer Täler sind.

Im Ganzen wurden in den Binnengewässern der Komi Republik 158 f. lv. der Tendipediden registriert. Nach Unterfamilien teilen sie sich folgendermaßen ein: *Tendipedinae* sind mit 91 Formen vertreten (*Tanytarsini* mit 25, *Tendipedini* mit 66), *Orthocladiinae* mit 45 Formen, *Diamesinae* und *Pelopiinae* je mit 10. Von den *Corynoneurinae* sind die Larven der Gattungen *Corynoneura* und *Thienemanniella* vertreten (nicht näher bestimmt).

Der Bestand der Tendipediden in den Bassins der Hauptflüsse ist verschieden: im Bassin der Petschora sind 132 f. lv. festgestellt, im Bassin der Wytschegda 103. Von Interesse ist die große Vielfältigkeit der Tendipediden-Larven der einzelnen Rayons dieser Bassins. So zum Beispiel konnte im Bassin der Petschora eine ausschließliche

Mannigfaltigkeit des Bestandes der Tendipediden des Ussa Bassins festgestellt werden; hier wurden 115 f. lv. registriert, fast 90% der aus dem ganzen Petschora-Bassin bekannten Tendipediden. Im Bassin der Wytschegda weist ein verhältnismäßig kleines Revier von 140 km im mittleren Laufe dieses Flusses die größte Vielfältigkeit der Tendipediden auf; hier wurden von der gesamten Anzahl 103 der Tendipediden des Bassins f. lv. registriert.

Die Forschungsarbeiten zeigen eine historische Abhängigkeit der angeführten Fakten der Tendipediden-Verbreitung in den nördlichen Flüssen auf: eine große Mannigfaltigkeit der Larven ist kennzeichnend für die Flußtäler, die Territorien durchkreuzen, welche der „Waldaj“- (= Würm-) Vereisung nicht unterworfen waren. Die Verbreitung der Tendipediden im Flusse und den Gewässern der Überschwemmungsgebiete der Ussa illustrieren besonders anschaulich diese Situation. Nur 15% von der Gesamtzahl der registrierten Formen sind im Laufe des ganzen Flusses verbreitet; die übrigen 85% sind hauptsächlich in 2 Revieren des Tales konzentriert, und zwar da, wo der Ussa die alte Seeniederung durchkreuzt und im Revier des Urabflusses.

Von Interesse sind dabei die Eigenarten der Verbreitung der Tendipediden im Flusse und den Gewässern des Überschwemmungsgebietes der Flußtalreviere verschiedenen Alters. In den Urterritorien überwiegen die Formen der Flüsse fast zweimal über die der Überschwemmungsgebiete, in welchen sich nur eine geringe Anzahl limnischer Arten findet. In den „jungen“ Gebieten können wir gerade das Gegenteil beobachten: der Bestand der Tendipediden der Flüsse ist karg (meistens psammorheophile Arten), in den Gewässern der Überschwemmungsgebiete dagegen reich, weil diese Gewässer selbst sehr mannigfaltig sind. Obengenannte Beobachtungen illustrieren ausgezeichnet die Rolle der Tendipediden-Larven als Indikatoren des Entwicklungsprozesses der Flüsse.

Gehen wir nun zur Analyse der Besiedlung der einzelnen Bassins über. Der Bestand der Tendipediden des Petschora-Bassins ist recht eigenartig, es weist hier an 50 Formen der Tendipediden-Larven auf, die im Bassin der Wytschegda (nördliche Dwina?) nicht registriert sind. Von den *Tanytarsini* sind es *Stempelina septentrionalis*, *Tanytarsus lobatifrons*, *T. pedicelliferus* und andere. Von *Tendipedini* *Einfeldia pagana*, *Sergentia longiventris*, *Lauterborniella agrailoides*. Von den *Orthoclaadiinae* *Cricotopus biformis*, *Cricotopus brevipalpis* und andere. Andererseits sind aber in den Petschora 21 f. lv. nicht nachgewiesen, die sich im Bassin der nördlichen Dwina befinden. Kennzeichnend ist das Fehlen der Larven von *Cryptochironomus zabolotzkii*, der Gattungen *Pelopia* und *Clinotanypus*. Nicht nachgewiesen sind *Lauterbornia brachylabis*, *Prodiamesa rufowittata* und einige andere. Diese Tatsachen zeugen vielleicht von den verschiedenen Wegen der Formierung der Tendipediden-Fauna in den Bassins der mächtigeren nördlichen Flüsse und der größeren Isolation des Bassins der Petschora.

Im Bestande der vielfältigen Tendipediden-Fauna der Petschora, Ussa und Wytschegda sind Larven nachgewiesen, die sonst in den mehr südlich und östlich gelegenen Gebieten verbreitet sind. So findet man in der Petschora und der Ussa *Stempelina bausei*, *Brillia modesta*, *Limnophies prolongata*, *Metrioknemus hygropetricus*, *Diamesa prolongata*. A. Thienemann zitiert sie in dem Bestand der Fauna der Bäche und Quellen Mitteleuropas, vermerkt aber ihr Fehlen (?) im Norden. *Stempelina septentrionalis* (registriert in der Ussa) ist nach den Angaben von I. Grese als Massenform des Benthos am oberen Lauf des Enissei bekannt. *Tanytarsus pedicelliferus* ist von A. Linewitsch als Hauptform der seichten Seen Transbaikaliens beschrieben. Die Seen der Überschwemmungsgebiete der Wytschegda beherbergen die Larven *Syndiamesa jacutica* und *Orthoclaadiinae* gen? lv. *longifrons*, die außer hier nur an den Seen der Lena und des Amur-Bassins nachgewiesen sind. In den Überschwemmungsgebieten der Ussa sind in einem See die Larven *Orthoclaadiinae* gen? *zalutschikola* vertreten.

Alle obengenannten Tatsachen und Beobachtungen erlauben auf eine Heterogenität der Tendipediden-Fauna der einzelnen Gebiete der untersuchten nördlichen Territorien zu schließen. In den Gewässern der Urlandschaften, die vom Mittellauf der Petschora, Ussa und Wytschegda durchquert werden, konnten alte Elemente der Fauna erhalten bleiben, die ein Relikt der letzten (Riß-Würm?) interglazialen Epoche sein dürften. Im unteren Lauf derselben Flüsse ist die Fauna der Tendipediden jung, sie konnte erst nach dem Rückzug der Gletscher der letzten Vereisung durch das Ansiedeln der Arten aus Gebieten des mittleren Laufes der Flüsse entstanden sein.

Die Beobachtungen zeigen, daß diese Verbreitung, die scheinbar in der postglazialen Periode begonnen hat, sich auch heute noch fortsetzt, obgleich sie vielen Arten große Schwierigkeiten bereitet, da sie unter Bedingungen der schärfsten Auslese vor sich geht, die unbedingt mit dem Wechsel der Verhältnisse des Aufenthaltsortes verbunden ist. Viele Ansiedler eines Flusses sind gezwungen, in Überschwemmungsgebieten zu siedeln, Ansiedler eines steinigen Bodens und Makrophyten gehen auf holziges Substrat über — auf Bäume, die vom Wasser unterspült werden. Typische Limnophile eutropher Seen finden unter jenen Verhältnissen nur zeitweilige Unterkunft in astatischen Gewässern (zur Zeit des Sinkens des Hochwassers).

Natürlich mußte solch eine Ansiedlung der Tendipediden, die höchstwahrscheinlich nach dem Ende jeder Vereisungsperiode stattfand, eine Aktivierung der formenbildenden Prozesse hervorrufen, was auch seine Bestätigung an Hand unseres Materials findet. Wir haben 21 neue Formen von Tendipediden-Larven aus der Petschora und Wytschegda beschrieben. Der größte Teil dieser Larven stellt abweichende Typen dar. Die Artzugehörigkeit dieser Formen kann nur auf Grund der Zucht der Imagines festgestellt werden, was nicht im Bereich unserer Arbeit lag und Aufgabe weiterer Untersuchungen sein wird.

EINIGE BEMERKUNGEN ÜBER DIE CHIRONOMIDENFAUNA VON CRNA GORA (Montenegro), JUGOSLAWIEN

LJUBICA KOSTIĆ BRNEK

Institut für Süßwasserfischerei, Zagreb, Jugoslawien

Im Rahmen der biologischen Inventarisierung der Gewässer der Volksrepublik Crna Gora (Montenegro) wurden im Sommer 1954, 1955 und 1957 fünfzig Gewässer erfaßt, aus denen mir ca. 3000 Exemplare von Chironomiden eingesandt wurden, leider nur juvenile Stadien (leg. Drecun und Žunić). In diesem Material konnte ich mehr als 78 Arten feststellen, doch nach eingehender Bearbeitung und Erfassung der Metamorphose zahlreicher Formen wird die Zahl der Arten noch bedeutend größer sein.

Als gute Vervollständigung des oben angeführten Materials dienten die 1000 Exemplare von Chironomiden aus dem Verdauungstrakt von Äschen, die zum größten Teil aus dem Lučabach stammen (leg. Draga Janković, Bioloski Institut, Beograd).

Um einen besseren Einblick in die Zusammenhänge zwischen Chironomidenfauna und geographischen Verhältnissen zu bekommen, wollen wir auf einige palaeogeographische Daten hinweisen. In geomorphologischer Hinsicht weist Montenegro im Großen und Ganzen den Charakter eines Hochgebirgsgeländes auf, in dem viele hohe Gipfel 2000 m überragen. Das ist auch die höchste Gebirgsgruppe in der Dinarischen Gebirgskette. Die diluviale Vereisung war in diesem Gebirge noch stärker, als die heutige in den Alpen. Auch das gegenwärtige Klima ermöglicht das Vorhandensein einzelner Elemente der damaligen glazialen Fauna, wie diese Analysen der Chironomidenfauna uns zur Kenntnis bringen.

Als regionale Charakteristik dieser Gegend, die der biogeographisch so interessanten Westbalkan-Provinz angehört, könnten bezüglich ihrer Chironomidenfauna eben diese Arten genannt werden, die als „glaziale Relikte“ bekannt sind. In dieser Hinsicht ist vor allem die Orthocladiinenfauna hervorzuheben, besonders mit ihren hier so mannigfaltigen Diamesa-Formen, wie aus Tafel 1 und 2 ersichtlich ist.

Über 38 Formen, das heißt mehr als die Hälfte aller determinierten Arten, entfallen auf die Orthocladiinen.

Unter den Orthocladiinen sind am häufigsten Trichocladius- und Diamesa-Formen. Unter den letzteren herrscht eine *Syndiamesa* sp. vor.

Tafel 1
Zusammensetzung des Chironomidenmaterials

	Gesamtzahl				Fließgewässer		Stehende Gewässer	
	Indiv.	%	Arten	%	Indiv.	%	Indiv.	%
<i>Tanypodinae</i>	332	11,2	9	12,0	177	7,9	155	20,4
<i>Orthocladiinae</i>	1813	60,4	38	50,6	1767	79,0	46	6,1
<i>Chironomariae</i>	542	18,0	14	18,7	51	2,3	491	64,7
<i>Tanytarsariae</i>	311	10,3	12	16,0	247	11,1	64	8,4
<i>Ceratopogonidae</i>	5	0,1	2	2,7	2	0,1	3	0,4
Insgesamt	3003	100,0	75	100,0	2244	100,0	759	100,0

Tafel 2
Diamesa-Formen

		Fließgewässer		Stehende Gewässer	
		Indiv.	%	Indiv.	%
1	<i>Syndiamesa</i> sp.	366	71,9	1	6,2
2	<i>Pseudodiamesa nivosa</i> Gr. ..	71	14,2	0	0
3	<i>Diamesa hygropetrica</i>	35	6,8	0	0
4	<i>Diamesa prolongata</i> Gr.	15	2,9	0	0
5	<i>Prodiamesa olivacea</i>	14	2,7	14	87,5
6	<i>Odontomesa fulva</i>	1	0,2	1	6,2
7	<i>Diamesa</i> sp.	7	1,3	0	0
Insgesamt		509	100,0	16	100,0

Die Larven dieser Art waren die häufigsten auch unter den erwähnten Chironomiden aus den Äschenmägen.

Daneben, in fast derselben Anzahl, 25% (250 Indiv.) fand sich die Art *Odontomesa fulva* (Kieff) vor, im Gegensatz zu ihrer Population in der Bodenfauna, wo ihr Anteil recht gering zu sein schien, da ja nur ein einziges Exemplar erbeutet wurde im Luča-Bache und noch ein weiteres Exemplar im Plavsko-See. Es ist doch realer über die Abundanz der Art *Odontomesa fulva* in den betreffenden Gewässern nach ihrer Menge in den Äschen eine Schlußfolgerung zu ziehen, da die Probeentnahme im Bache eben zu dieser Zeit der Eklosion im Sommer stattfand, der Fischfang aber viermal im Jahre, zu allen Jahreszeiten, durchgeführt wurde. Der Frühlingsfang brachte die größte Zahl der *Odontomesa*-Larven.

Unter allen abundanten Arten sind manche bemerkenswert, die, wie erwähnt, glaziale Relikte darstellen.

An mehreren Lebensstätten — kalten Quellen und Bächen, in Höhen von ca. 800 bis 1400 Meter — sind Larven von *Pseudomesa nivosa* Gr. Gtgh. vorgefunden worden. Von vier Fundstellen im Dinarischen System sind zwei Quellen und zwei Bäche.

Mit diesen Funden ist die Verbreitung der genannten Art auch in den Dinarischen Bergen Montenegros festgestellt. Bisher war sie auf der Balkanhalbinsel nur aus den Bergen des Rhodop-Systems bekannt (Ryla-Berg in Bulgarien).

Außer den Orthocladiinen sind in den montenegrinischen Gewässern auch Chironomiden in großer Artenzahl verbreitet. Von Chironomarien ist *Polypedilum laetum* Gr. Meig. in Montenegro am meisten verbreitet. Die Gattung *Chironomus* ist in Fließgewässern sehr selten, dagegen kommt sie in einigen Seen in größeren Mengen vor. Da die Chironomiden eine wichtige Rolle in der Bestimmung der Gewässertypen spielen, was hauptsächlich bei den Seen zum Ausdruck kommt, möchte ich mich mit einigen Seen eingehender befassen, in denen die Chironomiden-Fauna besonders instruktiv ist:

1. Crno-See, 1460 Meter ü. M.; größte Tiefe 24 Meter; 6 Proben. In größeren Tiefen, von 18 bis 20 Meter, sind Orthocladiinen gefunden worden (*Heterotrissocladius*) und Tanytarsarien (*Eutanytarsus inermipes* Gr.).

Chironomarien (*Chironomus* s. str.) sind in den Tiefen von 5 bis 12 Meter gefunden worden, während Tanypodinen nicht vorgefunden wurden.

2. Biograder See, 1178 Meter ü. M.; größte Tiefe 27 Meter; 14 Proben. Fast die Hälfte der Chironomiden machen die Larven der Tanypodinen-Art *Macropelopia felmani* aus. Sie sind in den Tiefen von 1,7 bis 4 Meter aufgefunden worden.

In größerer Tiefe (10,6 Meter) wurde nur *Chironomus* (? *antracinus*) gefunden. Hier muß man jedoch bemerken, daß alle Proben, mit Ausnahme der zuletzt angeführten, aus der Uferregion stammen, aus Tiefen von 1,2 bis 5,5 Meter.

Außer der erwähnten *Macropelopia* kommen in der Uferregion die Orthocladiinen *Trichocladius* sp., *Heterotrissocladius marcidus* Walk., und *Prodiamesa olivacea* vor, letztere in mehr als ein Drittel aller Proben aus den seichteren Stellen (bis 3 Meter) und in geringeren Mengen die Tanytarsarien-Art *Tanytarsus lobatifrons* Gr. Kieff. (in den Tiefen von 1 bis 4 Meter).

3. Plavsko-See, 900 Meter ü. M.; größte Tiefe 9 Meter; 33 Proben. In diesem See sind die Chironomarien am meisten verbreitet. An erster Stelle steht *Chironomus* (? *antracinus*). Sie kommt in den Tiefen von 1 bis 9 Meter vor, und ist in den meisten Proben anwesend, vor allem in denjenigen aus größeren Tiefen. Sie fehlt aber in der Mehrzahl der Proben aus seichteren Regionen (0,5 bis 5,5 Meter). Die Individuenzahl nimmt mit der Tiefe zu, besonders von 7 Meter abwärts, wo die Abundanz sogar bis über 3000 Individuen/m³ steigt.

Ferner ist von den Chironomarien *Einfeldia dissidens* (Walk) Edw. die nächsthäufigste Art. Sie ist von 0,5 Meter Tiefe bis zu den größten Tiefen von 9 Meter verbreitet, fehlt aber in 8 von insgesamt 11 Proben, die aus größeren Tiefen stammen. Mit der größten Individuenzahl je Probe kommt sie in den Tiefen von 3 bis 6 Meter vor.

So besteht also eine gewisse Reziprozität in der Tiefenverteilung der beiden Chironomarien-Arten.

Wie aus den dargelegten Ergebnissen ersichtlich, ist der Crno-See nach seiner Chironomiden-Zusammensetzung ein oligotropher See, mehr verwandt dem ursprünglichen Typus der periglazialen Seen, die im frühen Postglazial, nach ihrem Entstehen, einen extrem oligotrophen Charakter hatten. Der Biograder See scheint im Eutrophierungsprozeß etwas mehr fortgeschritten zu sein, noch weiter kam in seiner Reifung

der Plavsko-See, unter den Umständen der allmählich fortschreitenden Klimaverbesserung (sommerliche Temperatur heute 17° C in den größten Tiefen, 20° C in 1 Meter Tiefe), und kulturellen Einflüssen. In seinem heutigen Stadium ist er bereits zu einem *Chironomus*-See geworden (ohne *Corethra*), was das Ausmaß der Eutrophie dieses Sees indiziert.

Die Chironomiden-Fauna der montenegrinischen Hochgebirgsgewässer, der Seen, der Fließgewässer und Quellen, enthält viele Elemente, die auch in den hohen Alpen vorkommen, wie eben von den *Diamesa*-Formen die folgenden:

Pseudodiamesa nivosa Gr. Goetgh., *Diamesa hygropetrica* Kieff., *Diamesa prolongata* Gr. Kieff., *Prodiamesa olivacea* Mg.

Von den übrigen Chironomiden möchte ich noch erwähnen:

Euorthocladius rivulorum K., *Euorthocladius rivicola* K., *Orthocladius* (*Rheorthocladius*) *frigidus* Zett., *Parametricnemus stylatus* K., *Heterotrissocladius marcidus* Gr. Walk, *Orthocladius olivaceus* Gr. Potth (*Dyscamptocladius*), *Ablabesmyia lentiginosa* Fries., *Eutanytarsus inermipes* Gr., *Einfeldia dissidens* (Walk) Edw.

Weiter die Gattungen:

Eudactylocladius, *Metriocnemus*, *Eukiefferiella*, *Lymnophyes*, *Orthocladius*, *Trichocladius*, *Criotopus*, *Psectrocladius*.

Einige der vorgefundenen Arten stellen Überreste der glazialen Fauna dar, unter denen ich *Pseudodiamesa nivosa* Gr., *Euorthocladius rivicola* und *Orthocladius* (*Rheorthocladius*) *frigidus* hervorheben möchte.

Diese sowie auch die künftigen Feststellungen, die auf Grund einer eingehenderen Bearbeitung des gesammelten Materials erfolgen werden, vervollkommen unsere Kenntnisse über die Verbreitungsareale zoogeographisch interessanter Arten, mit Angaben über ihr Vorkommen in der Alpenregion der Westbalkanprovinz.

Schl u ß f o l g e r u n g e n

1. Aus 50 untersuchten Gewässern in Crna Gora (Montenegro) wurden unter 3000 Chironomiden-Exemplaren (Haupts. Larven) bisher mehr als 78 Arten festgestellt.

Die überwiegende Zahl dieser Arten ist neu für Montenegro, eine große Zahl gleichzeitig auch neu für Jugoslawien, da diese Gegenden bisher bezüglich ihrer Chironomiden-Fauna regional nicht intensiver untersucht waren.

2. Die Chironomiden-Fauna der montenegrinischen Hochgebirgsgegend enthält viele Elemente, die auch in den Alpen vorkommen.
3. In Fließgewässern sind am häufigsten vertreten die *Orthocladii* mit vielen *Diamesa*-Formen, die, wie bekannt, eine boreoalpine Verbreitung aufweisen.
4. Es ist von Überresten einer ehemaligen Glazialfauna im montenegrinischen Hochgebirge die Anwesenheit der Art *Pseudodiamesa nivosa* Gr. zu notieren, die bisher aus den Bergen des Dinara-Systems nicht bekannt war.
5. Zu den bisherigen wenigen Fundorten der Art *Odontomesa fulva* (Kieff.) kann nun auch Jugoslawien angereicht werden mit ausgiebigen Funden in einem begrenzten Distrikt in Montenegro —in den rezenten Gewässern der Tiefung, in der sich einst der Riesengletscher bei Plav erstreckte, rund 900 Meter über dem Meeresspiegel.
6. Die festgestellte Zusammensetzung der Chironomidenfauna und die Struktur ihrer Population läßt in den einzelnen untersuchten Gletscher-Seen eine deutliche Evolution von Lebensgemeinschafts-Sukzessionen erkennen, die solche Seen während ihrer Reifung durchlaufen.

Auf Grund von Erkenntnissen über das erreichte Entwicklungsstadium etlicher Seen ist es uns ermöglicht, Anhaltspunkte bezüglich eines rationellen Bewirtschaftungsregimes zu gewinnen.

LA RÉPARTITION DES BOSTRYCHIDES (Coleoptera) EN AFRIQUE

J. M. VRYDAGH

Institut royal Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles

Les Bostrychides sont xylophages et vivent à l'état larvaire dans le bois coupé ou mort. Plusieurs espèces sont nuisibles et grâce à cela elles ont fait l'objet d'études biologiques approfondies. C'est ainsi que le *Lyctus brunneus*, ravageur de nombreux bois utilisés en menuiserie, ébénisterie et construction, a été très étudié notamment en Angleterre par Parkin E. A. et Fisher R. C. Des diverses recherches on peut conclure que ces insectes ont besoin, pour se développer, d'un bois permettant la ponte mécaniquement, d'un bois contenant suffisamment d'amidon utilisé comme nourriture plus une ou des substances comparables à des vitamines. De plus, la température doit être élevée, comprise entre 20 et 30° C, avec un optimum et enfin l'humidité doit être comprise entre des limites assez étroites variant de 9 à 25% d'eau dans le bois avec également un taux optimum. En ce qui concerne la spécificité biologique des Bostrychides nous savons maintenant par les observations de J. M. C. Gardner et C. F. C. Beeson en Inde, E. G. Tooke en Afrique du Sud, L. Kalshoven en Indonésie, et P. Lesne au Mozambique que les Bostrychides sont polyphages et pratiquement indifférents à l'espèce de bois. Il existe cependant quelques exceptions par exemple certains *Micrapate* sont inféodés à des monocotylées alors que presque toutes les espèces sont trouvées dans des dicotylées. Ce manque de spécificité alimentaire entraîne chez plusieurs Bostrychides une adaptation au régime sitiophile qui se comprend puisque la plupart des graines et denrées emmagasinées sont riches en amidon qui constitue la base de leur nourriture.

En résumé, les recherches biologiques ont montré que le développement depuis la ponte jusqu'à la formation de l'adulte, est d'autant plus rapide que le milieu est riche en amidon, que la température est élevée et proche de l'optimum, que la teneur en eau est voisine de l'optimum. Si toutes les conditions réunies sont optimales, chez *Lyctus brunneus* par exemple, le cycle vital est réduit à deux mois alors qu'il atteint deux années quand les conditions sont défavorables. Ces écarts montrent combien la vie de ces insectes est liée aux grands facteurs écologiques, température et humidité à condition que la nourriture soit présente. La répartition géographique sera donc liée directement au climat et non aux végétaux. Certes, en Afrique, les découpages botaniques coïncident bien avec les divisions climatiques et les cartes d'Aubréville (1949) peuvent se superposer à celles des botanistes (Carte de la végétation de l'Afrique, R. W. Keay avec l'assistance d'un comité de botanistes, 1959), mais en ce qui concerne les Bostrychides ce sont les cartes climatiques qui permettent le mieux de comprendre les distributions.

En 1957, T. Monod, dans son aperçu général des grandes divisions chorologiques de l'Afrique, attire l'attention sur l'intérêt qu'il y aurait à réviser les cartes dessinées par P. Lesne en 1924, d'après les matériaux accumulés. J'avais commencé en 1952 à faire des cartes pour les espèces non encore étudiées par P. Lesne, par exemple *Xylion falcifer*, *Bostrychoplites valens*, *Phonapate porrecta*. Les deux premières ont été redessinées en 1960 et elles montrent combien la nouvelle méthode basée sur les cartes climatiques d'Aubréville est plus rationnelle et proche de la réalité.

P. Lesne distinguait déjà, dans l'hémisphère nord de l'Afrique trois grandes zones de répartition: une zone saharienne, une zone sahélo-soudanaise, une zone guinéenne. Au point de vue bostrychidologique il considérait trois centres faunistiques correspondant à ces zones et il subdivisait déjà le centre sahélo-soudanais en Sahel et Soudan. Le centre le plus riche en espèces est le guinéen.

P. Lesne divisait cette zone en trois parties. La guinéenne septentrionale correspond à la partie occidentale de la grande forêt séparée à hauteur du Togo et Dahomey de sa partie orientale qui couvre le Congo. Cette dernière est dénommée par P. Lesne, guinéenne méridionale. Il distingue enfin une troisième partie dite angolaise-kassaienne qui occupe le versant septentrional du plateau lunda entre Congo et Zambèze depuis le Bas Congo et la côte de Loanda jusqu'à la vallée du Lualaba. Les deux premières divisions sont encore valables mais la troisième ne peut pas être conservée parce que cette zone est à cheval sur deux régions climatiques distinctes. Sa partie nord comprend l'aire méridionale de l'ancienne forêt guinéenne et sa partie sud comprend les savanes à climat du type soudanais. Parmi les exemples cités par P. Lesne pour chacune de ses divisions je citerai les espèces que j'ai personnellement étudiées et dont j'ai dessiné les cartes: *Lichenophanes caudatus* présente une distribution guinéenne normale mais c'est une espèce assez rare; *Bostrychoplites productus* est un meilleur matériel parce qu'il est commun et abondant, sa carte montre qu'il existe aussi dans les galeries forestières qui prolongent la grande forêt dense équatoriale; *Apate degener* mérite plus d'attention, l'espèce est bien répandue en région guinéenne et de plus elle existe également dans des lambeaux forestiers d'altitude moyenne qui persistent dans le Nord de l'Angola et en Afrique orientale. Dans son chapitre sur la classification des principaux types de formations forestières, Aubréville les a étudiés et leur assigne un climat de transition voisin de l'équatorial et tropical humides. Plusieurs paléobiogéographes estiment que le manteau forestier équatorial actuel était continu entre les côtes occidentales et orientales d'Afrique au cours des périodes géologiques antérieures. Ces lambeaux forestiers en seraient les témoins et le Bostrychide *Apate degener* viendrait également à l'appui de cette théorie. C'est pourquoi cette répartition mérite d'être appelée paléo-guinéenne. Elle est représentée par d'autres espèces, par exemple *Phonapate porrecta*, *Bostrychoplites guineanus* et *Xyloperthella crinitarsis*.

L'aire guinéenne orientale (méridionale de P. Lesne) est bien illustrée par la carte de répartition de *Lichenophanes morbillosus*.

L'aire guinéenne occidentale (septentrionale de P. Lesne) est illustrée par la répartition de *Xylion securifer* déjà cité par P. Lesne mais dont je n'ai pas encore eu le temps de dessiner la carte.

L'aire angolaise-kassaienne de P. Lesne était illustrée par les répartitions de *Xylion medius* et *Sinoxylon angolense*, mais ces espèces sont rarement récoltées et il n'est pas possible de dessiner actuellement leurs cartes de distribution.

Parmi les exemples d'aire guinéenne continue cités par P. Lesne il faut attirer l'attention sur le cas de *Bostrychopsis tonsa* considéré par lui comme guinéen débordant sur les régions voisines. En réalité, la carte dessinée d'après toutes les captures connues, montre que l'espèce n'a jamais été trouvée en forêt dense guinéenne mais seulement sur ses frontières. C'est un exemple parmi de nombreux autres de la répartition soudano-zambézienne (en équerre selon T. Monod). Ce type de distribution est très répandu parmi les Bostrychides, par exemple: *Dinoderopsis serriger*, *Calodrypta exarmata*, *Bostrychoplites cylindricus*, *Apate femoralis*. Cette dernière espèce est également répandue à Madagascar, fait exceptionnel, car les Bostrychides malgaches sont presque tous endémiques. Les cartes de *Calodrypta exarmata* et *Bostrychoplites cylindricus* ont été dessinées en 1955 et 1956 au moment où aucune capture n'était encore connue de la partie occidentale des aires de distribution. Depuis, j'ai pu étudier des exemplaires trouvés dans ces régions ce qui venait très heureusement confirmer ma théorie.

P. Lesne distinguait au nord de la zone guinéenne, une région sahélienne et une région soudanaise. Parmi les exemples qu'il citait il faut attirer l'attention sur *Calopertha subretusa*. La carte de distribution montre que cette espèce est répartie

à la fois dans le Sahel et en Somalie ce qui peut surprendre. En effet d'après les cartes d'Aubréville la région somalienne présente un climat humide à cause de pluies de mousson, mais dans son texte il s'explique sur l'hétérogénéité de cette aire où il englobe les régions du lac Rodolphe qui sont désertiques et subdésertiques. Il est intéressant de se référer cette fois-ci à la carte des végétations qui explique très bien la répartition de *Calopertha subretusa*.

Un excellent exemple de répartition soudanaise est donné par *Bostrychoplites dicerus*. On remarque que les captures restent éloignées de la partie nord proche du Sahel.

Dans l'hémisphère nord il faut encore citer une distribution spéciale. *Enneadesmus evacanthus* est une espèce localisée aux régions abyssiniennes et somaliennes et l'on voit que la plupart des captures sont été faites dans les parties désertiques et subdésertiques.

L'hémisphère sud se relie à l'hémisphère nord par des régions qui s'étendent sur les parties orientales du continent là où n'existe pas la barrière de la grande forêt dense. C'est ainsi qu'il existe une distribution très large que j'ai dénommée australo-orientale qui peut être illustrée par les cartes de *Xylionulus transvena* et *Sinoxylon transvaalense*. Leurs aires englobent presque toute l'Afrique située au sud de la région guinéenne à l'exception des parties désertiques et subdésertiques et elles vont rejoindre dans l'est la région somalienne.

Une deuxième répartition est illustrée par les cartes de *Xyloperthodes evops* et *Bostrychopsis villosula*. Je l'appelle zambézienne-orientale et elle reste limitée aux régions à climats tropicaux semi-humides et secs. C'est l'équivalent dans l'hémisphère nord de la distribution soudanaise.

Les cartes de distribution d'*Apate indistincta* et *Apate congener* méritent quelques commentaires.

Apate indistincta est une espèce commune trouvée en Province du Cap (à climat du type méditerranéen) et en région subdésertique près de Djibouti. De plus c'est une des rares espèces à vivre en altitude sur les hautes montagnes d'Afrique orientale (à 2200 m sur l'Elgon). L'espèce est signalée comme nuisible à plusieurs plantes ce qui montre qu'elle n'est pas inféodée à une espèce végétale. Il est difficile d'expliquer sa distribution par des considérations de climats ou de composition végétale. C'est une exception.

Agate congener est une espèce abondante à Madagascar et sa présence sur le continent ne répond également pas au cadre climatique ou botanique. Je pense qu'elle est originaire de Madagascar et qu'elle a envahi le continent sans égard pour les climats.

Cet aperçu est bien incomplet, faute de temps il ne m'a été encore possible de dessiner des cartes de distribution pour les types sahariens et désertiques du Karroo-Namib. C'est un travail fastidieux de retrouver les localités souvent très difficiles à déchiffrer, sur les vieilles étiquettes, et qui n'existent que dans d'anciens atlas. Ce travail de patience ne peut se faire que lentement et il faut aussi attendre d'avoir suffisamment d'endroits de captures avant d'entreprendre le travail. Néanmoins, les 23 cartes présentées permettent de vérifier les hypothèses et les observations de P. Lesne en y ajoutant plus de précision grâce aux matériaux accumulés et aux travaux des écologistes.

REFERENCES

- AUBREVILLE A., 1949. Climats, Forêts et Désertification de l'Afrique tropicale, Paris. — BLEESON C. F. C., 1941. The ecology and control of the forest insects of India and the neighbouring countries, Dehra Dun. — FISHER R. C., 1952. Some aspects of the biology of timber insects, Sc. Progr. 158. — GARDNER J. C. M., 1933. Indian For. Rec. Ent. Ser., XVIII, IX, Dehli. — KALSHOVEN L. G. E., 1954. Royal Trop. Inst., Med. CVI, 40, Amsterdam. — LESNE P., 1924. Les Bostrychides de l'Afrique tropicale française, Paris. — LESNE P.,

1938. Bostrychidae, Coleopt. Catal. Junck 161. — MONOD T., 1957. Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique. Cons. sc. S. Sahara publ. n° 24. — PARKIN E. A., 1934. Ann. Appl. Biol. XXI, London. — PARKIN E. A., 1936. Ann. Appl. Biol., XXIII, London. — PARKIN E. A., 1943. Ann. Appl. Biol., XXX, London. — TOOKE F. G. C., 1949. Beetles injurious to timber in South Africa. Dept. Agr., Sc. Bull. ent. ser., 293, Pretoria. — VRYDAGH J. M., 1952. Bostrychidae de l'Angola. Musée de Dundo, 15. — VRYDAGH J. M., 1956. Collection Zoo. Samml. Bayerischen Staates, 8. — VRYDAGH J. M., 1958. Deuxième collection Musée zoo. Univ. Humboldt. — VRYDAGH J. M., 1959. South African Animal Life, Bostrychidae. Uppsala, VI. — VRYDAGH J. M., 1960. Bostrychidae de l'Angola, 2ième note, Musée de Dundo, 52.

LA RÉPARTITION EN AFRIQUE DES GENRES MESOLESTES SCHATZMAYR ET MESOLESTINUS MATEU (Col. Carabidae)

J. MATEU

Laboratoire d'Evolution des Êtres organisés, Paris

Dans ces dernières années nous avons eu la chance de pouvoir rassembler un certain nombre de *Mesolestes* Schatzmayr et *Mesolestinus* Mateu, provenant des diverses localités africaines. Grâce aux collections du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris, du Musée Royal du Congo Belge de Tervuren, de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, du British Muséum de Londres, du Musée de Lund, du Museo Civico de Milano, etc., etc., nous avons pu examiner un nombre d'échantillons assez important. Nos collègues MM. H. Coiffait de Toulouse, M. Antoine de Casablanca, M. Pardo de Melilla nous ont envoyé les matériaux de leurs collections.

Certainement, l'origine de ces deux genres doit être placée en Afrique. Cependant, avant d'entrer dans le vif de la question, il serait intéressant de faire une première remarque à propos des mœurs et des biotopes relatifs aux genres qui nous intéressent. *Mesolestinus* Mateu, est un genre orophile propre aux montagnes de l'Afrique tropicale et méridionale qui longent la ligne des fractures de l'Afrique Orientale, depuis l'Erythrée et l'Abyssinie jusqu'au Cap; une espèce reste isolée sur les montagnes du Cameroun. *Mesolestes* Schatzmayr, est par contre, un genre pourvu d'un plus grand pouvoir de dispersion, se trouvant indifféremment dans les montagnes, dans les plateaux, ou dans les savanes des régions basses. Répandu sur presque toute l'Afrique, il arrive même jusqu'à la Méditerranée, l'Europe méridionale et l'Asie mineure.

Mesolestes a été divisé par nous en trois sous genres qui correspondent à trois types différents de répartition géographique, et bien entendu à des caractères taxonomiques particuliers pour chacun (1).

1^o subgen. *Mesolestes* s. str. Sous-genre le plus répandu du genre. Il est connu de l'Espagne du Sud, du Lyban en Asie mineure, du Sinaï, de Madagascar. De l'Afrique, il est connu: du Maroc, Algérie, Tunisie et du Hoggar (du côté Nord-occidentale). De l'Egypte au Cap et du Cap jusqu'à l'Angola méridionale, la Rhodesie, le Congo Belge oriental, et le massif de l'Ennedi, dans le N. Tchad (du côté orientale et australe). L'espèce de Madagascar (*M. humeralis* Jeann.) a un caractère unique qui manque dans toutes les autres espèces du genre, à savoir: la présence d'une dent labial. L'espèce du Hoggar est la même que celle de la Méditerranée, mais on peut la considérer comme une race isolée dans les sommets du Hoggar. (*M. scapularis* subsp. *myops* Peyer. = *Dromius myops* Peyer.) *Mesolestes* s. str. est représenté par plusieurs espèces différentes. Les espèces sont ailées ou aptères, la pubescence des antennes commence à partir du 3^e article. Gonapophysis longues, etc.



Fig. 1.

2^o subgen. *Neomesolestes* Mateu. Actuellement, il occupe l'emplacement de l'ancien massif bético-rifain d'un côté et l'autre du détroit de Gibraltar. Il est représenté par une espèce unique (*M. sicardi* Bedel) partagée en quatre races bien caractérisées. *M. sicardi* s. str., dans le Bas Mouluya et dans la partie nord occidentale de l'Oranie; subsp. *pueli* Antoine et subsp. *caecus* Antoine dans le Maroc occidental et central (*caecus* est la plus méridionale); subsp. *sermeti* Mateu et Colas, vit dans les montagnes de la Sierra Nevada dans le Sud de l'Espagne. Le sous-genre se caractérise par la couleur noire profonde des téguments, avec ou sans taches blanches sur les élytres, par son aptérisme alaire, par ses antennes pubescentes à partir du 2^o article, stries fines, intervalles plats, etc.

3^o subgen. *Pseudomesolestes* Mateu. Deux espèces, une de la Somalie italienne (*M. bilineatus* Basilewsky) et l'autre de l'île de Kamaran dans l'Arabie méridionale (*M. brittoni* Mateu). Ce sous-genre se reconnaît par l'avant-corps métallique, intervalles internes convexes, élytres jaunes ou bruns avec une longue bande longitudinale jaune, antennes pubescentes à partir du 2^o article, appareil copulateur de la ♀, etc. etc.

Le foisonnement des *Mesolestes* s. str. est particulièrement notable en Afrique Orientale en suivant, d'un côté et de l'autre, les montagnes de la dorsale Congolaise. Vers le Nord ils rejoignent les montagnes de l'Abysinie et ils s'appauvrissent vers l'Egypte. Une espèce a été signalée du Sinaï et de l'Egypte (*M. sellatus* Mots. = *Dromius sellatus* Mots.); la même espèce, nous l'avons retrouvée dans le Massif de l'Ennedi, au N. Tchad, à la frontière du Soudan. Cette capture, à l'égal de celle du *M. scapularis* subsp. *myops* du l'Hoggar, peuvent se considérer comme une trouvaille d'espèces à l'état relicté,

reléguées dans des endroits privilégiés qui péniblement échappent à la forte désertisation actuelle du Sahara. Les *Mesolestes* vivaient auparavant sans doute dans d'autres endroits du Sahara. Vers le Sud, les espèces se sont répandues jusqu'au Cap en suivant toute la partie orientale d'Afrique, mais sans dépasser beaucoup vers l'occident, la ligne des montagnes de la dorsale congolaise et du Congo Belge. En Rhodesie, les espèces s'étendent vers l'Ouest à travers le Kalahari jusqu'à l'Angola méridionale et descendent ensuite jusqu'au Cap. Au Nord de l'Angola et dans toute l'Afrique équatoriale centrale et occidentale, le genre est inconnu. Il paraît bien que les *Mesolestes* évitent la zone de la grande forêt, celle-ci les ayant empêché d'avancer vers l'ouest. Il n'est pas exclu quand même, qu'on jour on puisse les retrouver quelque part dans l'Afrique occidentale ou équatoriale.

Sur le Méditerranée, les *Mesolestes* s. str. se trouvent donc au Maroc, Algérie, et Tunisie et au Sud et Centre de l'Espagne. Après la Tunisie, vers l'Est, existe la grande coupure de la Grande Syrte et de la Cyrenaïque. L'absence de représentants du genre *Mesolestes* dans cette région, pourrait s'expliquer, par suite des conditions climatiques très rigoureuses qui règnent sur cette partie de l'Afrique septentrionale, depuis des temps fort reculés (vraisemblablement depuis l'Oligocène). L'avancée du désert jusqu'aux rivages mêmes de la Méditerranée, a été la cause qui a empêché à de nombreuses espèces de se répandre, ou bien qui a éliminé de ces régions très arides bon nombre d'êtres vivants, mal adaptés à une sécheresse aussi poussée. D'ici donc, la discontinuité que l'on observe dans l'aire du plusieurs espèces. L'arrivée de *Mesolestes* à la Méditerranée, a pu s'effectuer par deux voies différentes: Une en suivant les rivages de la Méditerranée (à une époque très reculée), en partant de l'Egypte vers l'Ouest. Dans ce cas là, il faudrait envisager à une époque antérieure à l'Oligocène (au Montien), la migration des *Mesolestes*, dont l'aire continue a été coupée complètement (ou bien ayant eu rien que des communications tout à fait précaires et temporelles), à cause de la désertisation de la Tripolitanie et de la Cyrenaïque. Cependant, ils ont pu emprunter une autre voie que celle de la vallée du Nil et des rivages méditerranéens. Cette autre voie est celle du Sahara Meridionale, avec ses massifs montagneux, sorte de relais, la Mauritanie, et le Sahara Océanique. Ils ont pu se répandre pendant le Montien et arriver jusqu'au massif bético-rifain et à la « méseta » ibérique.

Le *Mesolestes scapularis* subsp. *myops*, pourrait être le témoin resté sur les sommet du Sahara de cette migration. Cependant, au Pliocène et même pendant les glaciations quaternaires de l'Europe, des périodes plus humides ont permis au Sahara, des communications nord-sud et vice-versa, des lignées xérothermophiles.

De toutes façons, nous trouvons aussi un exemple assez précis dans le sous-genre *Neomesolestes*, arrivé au massif bético-rifain avant le creusement du détroit de Gibraltar. Celui-ci ayant pu se produire récemment (au Pliocène inférieur selon Furon; pour Jeannel, même plus tard, à la fin du Pliocène). Mais, les *Neomesolestes* ont du arriver au massif bético-rifain avant la coupure du détroit de Gibraltar, ayant eu le temps d'évoluer sur place. Ils sont bien caractérisés et s'écartent sensiblement des *Mesolestes* s. str. Notons à ce sujet, que *M. scapularis* Dej. de la Méditerranée occidentale, se trouve représenté dans l'Ethiopie par une petite race, la subsp. *abyssinicus* Mateu, comparable à la subsp. *myops* du Hoggar.

Le sous-genre *Pseudomesolestes* descend de son côté, d'une lignée afro-arabe. Sûrement d'autres espèces, seront trouvées encore dans les Somalies et dans l'Arabie.

Passons maintenant à l'examen de la répartition africaine du genre *Mesolestinus* Mateu, spécial aux montagnes de l'Afrique orientale, depuis l'Erythrée et l'Abyssinie jusqu'au Cap (2).

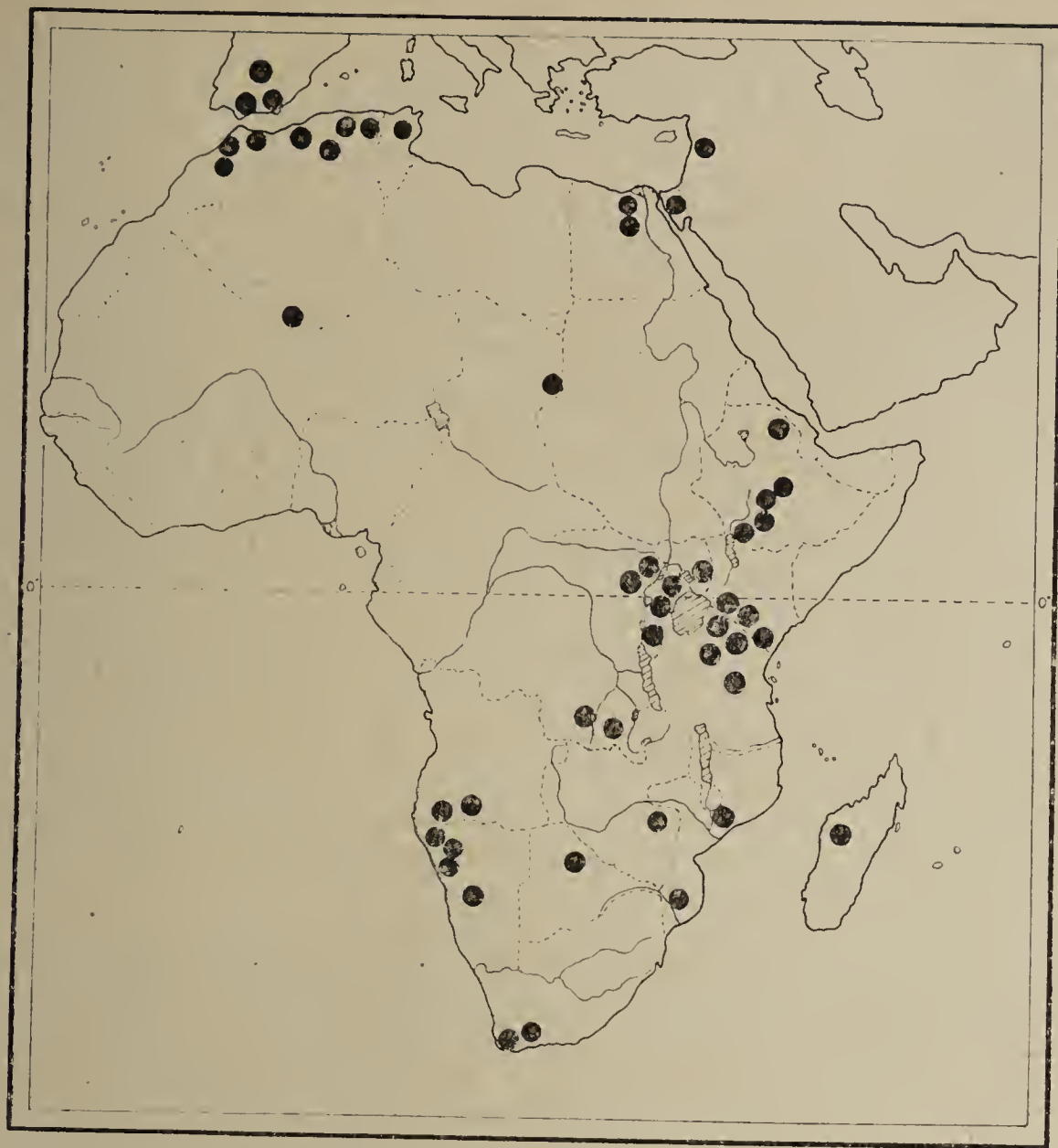


Fig. 2. Carte de répartition des *Mesolestes* s. str.

Nous connaissons à peu près, une douzaine d'espèces de *Mesolestinus* distribuées de la façon suivante: Quatre espèces dans les montagnes de l'Abyssinie: *M. gentillis* Chaudoir, *M. fraterculus* Chaudoir, *M. figuratus* Chaudoir et une autre espèce encore inédite. Deux espèces sur les Mts. Kenya et Kilimandjaro respectivement: *M. orinodromus* Alluaud et *M. kilimanus* Alluaud. Deux espèces aussi dans les montagnes septentrionales du Tanganyka: *M. leleupi* Mateu et *M. basilewsky* Mateu, in litt. Une espèce à Madagascar: *M. madecassus* Mateu. Une autre espèce, *M. flavosignatus* Bohemann, s'étend depuis l'Erythrée et la Somalie, Afrique Orientale anglaise, Tanganyka, Congo Belge (Kivu) et arrive jusqu'au Transvaal, Natal et le Cap. Enfin, une espèce, *M. orophilus* Mateu se trouve dans les montagnes du Cameroun aux Mt. Bamboutos. Seul le *M. flavosignatus* Boh. est largement répandu, car son aire géographique couvre presque toute l'aire du genre, depuis l'Erythrée jusqu'au Cap.

Bien que toutes les espèces soient comprises dans le même genre, sans être partagées dans des sous genres différents, nous pouvons tout de même, les diviser en deux groupes. D'abord, celles qui peuplent les montagnes entre les 2500 à 4000 m. d'altitude et qui rarement descendent plus en dessous. Ceux-ci sont les *Mesolestinus* du Kenya, Kilimandjaro, Aberdare, Olkokola et Mt. Hanang. Ils se caractérisent par leur aptérisme alaire, épaules très effacées, à élytres retrécis en avant, élargis en arrière, concolores et sans bandes ni taches élytrales. Un deuxième groupe est formé par des espèces de montagne vivant entre les 1500 et 2000 m. Rarement quelque espèce arrivent jusqu'à 2600 m., tandis que vers l'Afrique australe, une espèce (*M. flavosignatus*) vit dans des altitudes inférieures à 1500 m. L'espèce du Cameroun, bien qu'appartenant à ce

deuxième groupe est aptère et vit sur les Mts. Bamboutos entre les 2800 à 3000 m. d'altitude. Les espèces qui appartiennent au deuxième groupe se caractérisent par leurs élytres larges, grands et assez parallèles avec des tâches ou des bandes jaunes. Généralement sont ailées.

On peut supposer la souche des *Mesolestinus* comme originaire de l'Afrique orientale (gondwanienne-orientale, dans le sens donné par Jeannel). Apparemment il s'agit d'une vieille lignée comparable sur certains points, à celle des *Mesolestes*. L'existence à Madagascar d'une espèce de chacun de ces genres vient confirmer l'ancienneté de ces lignées.

La découverte d'une espèce au Cameroun paraît bien indiquer que les *Mesolestinus* ont été autrefois largement diseminés en Afrique. Mais les changements géologiques et climatiques, ainsi que le réchauffement progressif de l'Afrique, ont fait disparaître les espèces vivant à basse altitude ou, celles-ci ont été refoulées dans les montagnes qui ont joué le rôle de refuge. Néanmoins, on peut dire sans risque de se tromper, que *Mesolestes* et *Mesolestinus*, ne sont pas des genres aimant les forêts équatoriales. Cependant, certaines espèces se trouvent dans les forêts de montagne. Elles sont plutôt des orophiles, ou des espèces de la savane.

Les deux types de répartition que nous venons de présenter sont semblables à ceux de certaines autres lignées de carabiques africains. Ils sont à rapprocher de ceux des *Hystrihopus* Boheman, *Plagyopyga* Boheman, *Atrotus* Peringuey, *Pseudomasoreus* Desbrochers, *Reicheia* Saulcy et *Phrator* A. Semenov.

Basilewsky a montré d'une façon très claire, la répartition en Afrique des *Hystrihopus*, *Plagyopyga*, *Atrotus* et *Pseudomasoreus* (3). Il a publié d'intéressantes cartes de répartition tout à fait semblables à celles que nous publions ci-joint, sur les *Mesolestes* et *Mesolestinus*. Le genre *Phrator* A. Sem. fut étudié sous le point de vue de la répartition par Ch. Alluaud (4). Jeannel a donné une très belle vue d'ensemble sur les *Reicheia* (5) et genres voisins il y a quelques années, et il a repris l'étude biogéographique et phylogénétique de ces petits insectes endogés.

On est frappé par le petit nombre d'espèce de ces deux genres ayant une dispersion un peu étendue. La plupart paraissent confinées dans des aires assez et même très restreintes, ce qui pourrait être interprété comme une sénilité de la lignée. Cela tient plus spécialement pour les *Mesolestinus*, isolé dans les montagnes. Cette endémicité, ou ce manque de plasticité et d'accommodation limitant l'expansion des espèces, peut être interprété dans ce sens.

REFERENCES

1. MATEU J., 1956. Sobre algunos *Microlestes* et *Mesolestes* procedentes de Arabia, Archv. Inst. Aclim. Almería, vol. V. — MATEU J., 1956. Mission H. Coiffait al Libano. Archv. Inst. Aclim. Almería, vol. V. — 2. MATEU J., 1960. Consideraciones Biogeograficas y taxonómicas sobre los géneros *Mesolestes* Schatz. y *Mesolestinus* nov. Misc. Zool. Mus. Barcelona, v. 3. MATEU J., 1960. Carabiques récoltés en Afrique Orientale par P. Basilewsky et N. Leleup. en 1957. *Mesolestinus* Mateu, *Mesolestes* Schatz. et *Microlestes* Schmidt-Goeb. Rev. Zool. Bot. Afr. (sous presse). — 3. BASILEWSKY, P., 1951. Sur le genre *Atrotus* Peringuey. Ann. Soc. R. Zool. Belg. t, LXXXII. — BASILEWSKY, P., 1954. Le genre *Pseudomasoreus* Desbrochers. Rev. Zool. Bot. Afr. XLIX, 1—2. — BASILEWSKY, P., 1954. Revision des genres *Hystrihopus* Boheman et *Plagyopyga* Boheman. Ann. Mus. R. du Congo belge, vol. 31. — 4. ALLUAUD, Ch., 1935. Etude sur les *Omophron* du s. g. *Phrator* Semenov. Afra, Cahier n° 9. — 5. JEANNEL, R., 1956. Les Psélaphides de l'Afrique du Nord. Mem. Mus. N. Hist. Nat. T. XIV. — JEANNEL, R., 1957. Revision des petits Scaritides endogés. Rev. fr. Ent. t. XXIV, f. 2.

ÉCOLOGIE ET DISTRIBUTION GÉOGRAPHIQUE DES STORTHOCNEMIS KARSCH. AFFINITÉS. (Tenebrionidae)

Franklin PIERRE

Centre national de la Recherche scientifique
Centre de Recherches sahariennes

Lorsque, en 1881, F. Karsch décrivit son *Mecopisthopus rohlfsi*, rapporté de Cyrénaïque par le célèbre explorateur Gerhard Rohlfs, il plaça cet insecte parmi les *Platyopini*, précisant même qu'il pouvait être comparé au genre *Platyope*; de même son *Storthocnemis steckeri*, de Tripolitaine, dédié au Dr. Stecker qui accompagnait Rohlfs lors de son expédition saharienne de 1878—1879.

Quelques années plus tôt, Haag-Rutenberg (1876) avait fait connaître d'Abyssinie un « *Gedeon* » *abyssinicum* que Sénac (1887) soupçonne déjà d'appartenir à un autre groupe que celui des *Pimelia* auxquels se rattachent les *Gedeon*. P. de Peyerimhoff (1935) note, après Chatanay (1914), que « *Leucolaephus latifrons* » décrit également d'Abyssinie par Fairmaire en 1883 (et dont les types sont connus), correspond certainement à l'insecte déjà décrit par Haag-Rutenberg. Chatanay (loc. cit.) pense en outre que l'insecte doit être rattaché provisoirement au genre *Storthocnemis*, opinion que partageait P. de Peyerimhoff (loc. cit.).

E. Gridelli (1933) décrit à son tour de Koufra une très intéressante espèce: *Storthocnemis patrizii*, forme qui s'éloigne¹ des espèces précédemment décrites. Ultérieurement, d'ailleurs, Gridelli (1952) devait concevoir pour cette espèce un genre nouveau: le genre *Pseudo-storthocnemis*.

A partir de ce moment, l'exploration scientifique des régions sahariennes se poursuivant, de nombreux *Storthocnemis* ont été recueillis et plusieurs formes nouvelles ont été décrites, alors que dans le même temps bon nombre de renseignements nouveaux nous étaient apportés quant à l'écologie, la biogéographie et les affinités encore douteuses de cet intéressant petit groupe de Ténébrionides².

1. Ecologie

De récentes recherches effectuées plus particulièrement au Sahara Nord-Occidental (F. Pierre, 1958) ont montré que les *Storthocnemis* étaient liés, comme d'ailleurs les *Leucolaephus* qui en sont proches, aux ensablements légers des régions arides et semi-arides. Ces insectes, les *Leucolaephus* en particulier, se rencontrent encore sur la bordure des ergs, massifs dunaires de plus ou moins grandes dimensions.

Le biotope est généralement constitué par des dunes peu importantes ou bien, simplement, par le sable saupoudrant en couche peu épaisse les surfaces rocheuses. En région montagneuse, ces biotopes sont souvent plus richement peuplés qu'en plaine. Certains *Storthocnemis* peuplent néanmoins les ergs, vastes surfaces horizontales de graviers mêlés de matériaux plus fins, ou bien les hamadas, immenses plateaux rocaillieux, à la faveur de quelques dunes ou ensablements peu importants. Mais ce sont presque toujours des espèces à grande répartition.

Tous ces sables sont essentiellement caractérisés par une granulométrie excessivement fine, alors que dans les grands ensembles dunaires, à l'intérieur, cette granulométrie est beaucoup plus grossière.

Ces petites formations sableuses ont encore comme autre caractère important un climat beaucoup plus chaud et probablement plus humide que celui des grands massifs dunaires.

La végétation de ces sables, parfois abondante, comprend de nombreuses espèces. Nous citerons celles qui ont été observées au Sahara Nord-Occidental comme entrant

¹ Bien qu'une certaine analogie avec *Mecopisthopus* apparaisse.

² F. Pierre. *Storthocnemis* nouveaux du Sahara méridional et de l'Afrique tropicale. En préparation. On trouvera dans cette note la bibliographie mentionnée ici.

dans l'alimentation de nos insectes: 1°) des Composées telle que *Catananche arenaria* Coss. et Dur., dans les montagnes, pour les *Storthocnemis*; 2°) une Papillonacée, *Retama raetam* Webb., sur les dunes isolées en bordure d'erg, pour les *Leucolaeplus*, ainsi qu'une Zygophyllacée, *Zygophyllum album* L.

P. de Peyerimhoff (loc. cit.) a écrit à propos des *Storthocnemis*: « Ce sont des sabulicoles sahariens qui à en juger par le petit nombre de spécimens récoltés doivent être individuellement très rares. Ou peut-être leurs moeurs ont elles quelque chose de particulier qui aurait échappé jusqu'ici à l'attention des Chercheurs. » Le comportement des *Storthocnemis*, un peu d'ailleurs comme celui des *Leucolaeplus*, est en effet assez particulier. L'insecte éclot au tout premier printemps (15 février dans le Nord du Sahara) et disparaît un mois plus tard³. Son rythme d'activité est excessivement précis et les temps d'apparition sont assez brefs. Les *Storthocnemis* comme d'ailleurs les *Leucolaeplus*, fouisseurs remarquables, se manifestent à la surface du sable le matin tôt vers 7 h pour aller s'alimenter sur la végétation basse alors que les *Leucolaeplus* préfèrent les arbustes. Vers 8 h, l'insecte quitte cette végétation pour s'enterrer dans le sable assez loin de la plante. Le vent nivelle les déblais du terrier et aucune trace ne demeure. Ces temps d'apparition tant saisonniers que quotidiens font qu'il est assez difficile d'observer l'insecte dont la présence dans le sable, par ailleurs, n'est révélée en aucune manière.

2. Distribution géographique

Telle qu'elle apparaît sur la carte donnée ici (fig. 1) la répartition des *Storthocnemis* est essentiellement saharienne. Elle s'inscrit dans la zone limitée au Nord par la ligne d'égal coefficient climatique 100 (coefficient *D* de J. Dubief, 1950, qui < 100 indique l'aridité) et, au Sud, par cette même ligne qui n'est que chevauchée. A l'Est, les *Storthocnemis* ne semblent pas atteindre le littoral atlantique. Vers l'Ouest ils ne dépassent pas la Mer Rouge; seul, un *Pseudostorthocnemis* du groupe de *patrizii*, encore inédit, a été observé dans le Nord de l'Arabie. Mais il faut noter que ces insectes, tout en demeurant dans les limites de la zone aride nord-africaine semblent plus largement répandus dans le Nord du Sahara. Quelques formes cependant (*S. steckeri* Karsch, *S. s. dufouri* Peyer., *P. p. longicornis* Koch) pénètrent dans les régions centrales où l'aridité atteint des valeurs très élevées. Mais elles se localisent le plus souvent à proximité des oasis ainsi que nous l'avons observé à In Sallah et à Reggan lors de notre expédition dans l'Erg Chech en 1951 (F. Pierre et J. Mateu). Quant aux formes du Sud, moins nombreuses, si certaines sont sahariennes (*S. d. guichardi* nov., *S. s. dufouri*) d'autres, par contre, sont sahéliennes (*S. s. peyerimhoffi*, *S. a. gridellii*) et même soudaniennes (*S. a. gridellii* nov.); elles semblent subsister à la faveur d'enclaves sableuses, les sables demeurant, tout au moins en saison sèche, des milieux arides. Ici se pose le problème des rythmes d'apparition dont l'étude peut nous renseigner sur l'origine de la faune.

Nous savons qu'en région saharienne, pour les groupes qui nous intéressent, la faune, qui est relativement indépendante du régime des précipitations, apparaît au début de la saison chaude vers le 15 février, alors qu'en zone tropicale l'apparition coïncide avec le début de la saison des pluies laquelle se situe à la fin de la saison chaude, c'est à dire pour les régions considérées ici vers le 15 juillet. Or, d'après les renseignements que nous avons, il ne semble pas que les *Storthocnemis* de la zone sahélienne apparaissent à ce moment. J. Mateu a récolté *S. a. peyerimhoffi* nov., dans le Sud de la

³ Ce qui coïncide avec le début de la saison chaude où la fin de la saison froide, périodes qui dans les régions sahariennes semblent d'une appréciation plus commode que les saisons classiques.

Mauritanie, début février; B. Boniface a recueilli cette même forme, également dans le Sud de la Mauritanie (Assaba et Hank), à la même époque; deux exemplaires de cette espèce ont cependant été récoltés au Sénégal en juillet, mais il peut s'agir d'insectes éclos beaucoup plus tôt dans l'année. Dans le Sud du Sahara, K. Guichard a observé au Tibesti *S. s. guichardi* nov. en février et, P. de Miré, cette même espèce également en février au Tamesna.

Dans cette région, on observe par rapport au Nord une légère différence dans les rythmes d'apparition. La faune strictement saharienne se manifeste au début de la petite saison chaude c'est à dire fin octobre début novembre. En fait, l'écart est peu important car, bien souvent, dans le Nord du Sahara, dans les sables en particulier, les faunes sont écloses en décembre mais demeurent latentes dans la profondeur, la température des couches de surface étant excessivement basse à ce moment de l'année.

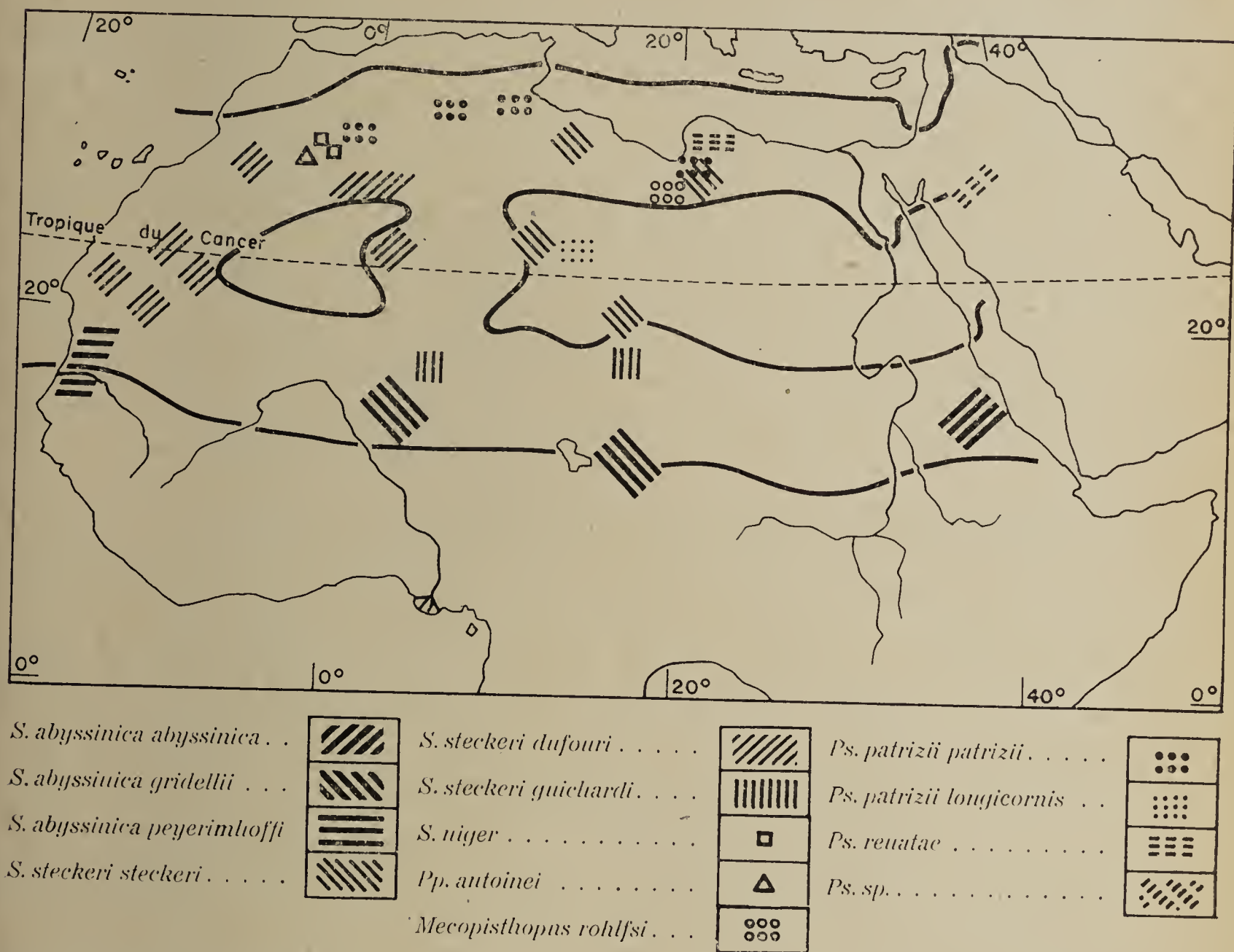


Fig. 1. Distribution des *Leucolaephusini* nov. En trait fort, au Nord et au Sud du désert, limites des régions arides; au centre, limites de la zone ultra-aride (coefficient climatique de J. Dubief, 1950, cf. F. Pierre, 1958).

Il semble donc que l'on puisse conclure d'après ces quelques renseignements que les *Storthocnemis* de l'Afrique tropicale et du Sahara méridional obéissent au même rythme que ceux du Sahara septentrional.

Les *Storthocnemis* forment donc un groupe d'insectes relativement homogène dont la grande spécialisation et la distribution typiquement saharienne peuvent être interprétées comme le reflet de conditions écologiques très particulières et d'une certaine stabilité, et cela plus nettement dans le Nord du désert.

3. Affinités

En effet, le genre *Pseudostorthocnemis*, qui s'étend dans le Nord du Sahara en bordure des steppes pré-désertiques (4), rassemble les formes les plus évoluées; alors que le genre *Storthocnemis* comprend à la fois des formes primitives et des formes plus spécialisées. Le groupe des espèces méridionales réunit les formes les moins évoluées: *S. abyssinica* Haag-Rut., *S. abyssinica gridelli* nov., *S. a. peyerimhoffi* nov.; vient ensuite le groupe des formes du Sahara central: *S. steckeri* Karsch, *S. s. guichardi* nov., *S. s. dufouri* Peyer., voisines des précédentes; certaines s'étendent très au Nord: *S. s. dufouri*.

Quant au groupe des formes septentrionales, il comprend, outre les *Pseudostorthocnemis* déjà cités, des formes très évoluées: *S. niger* nov., qui pourraient faire le passage aux *Leucolaeophus*, *Pseudoplatyope* (nov.) *antoinei* Esp. et *Mecopisthopus rholfi* Karsch.

Tous ces insectes ont en commun, en plus de certains caractères généraux, une curieuse particularité morphologique: les mâles portent sur la face interne des fémurs antérieurs un calus, apparemment ouvert, qui forme probablement un organe sensoriel. Ce caractère, analogue, se retrouve çà et là parmi les *Tentyriinae*. Mais dans les *Storthocnemis* le caractère est constant; de même chez les *Leucolaeophus* et chez les *Pterolasia*. Il manque chez les *Platyopini*. Ce caractère, avec quelques autres tels que la forme des yeux, la structure du pronotum, semble donc éloigner les *Storthocnemis* de ce dernier groupe ainsi d'ailleurs que l'avait déjà noté E. Gridelli (1952); alors que le fait de leur adjoindre les *Pterolasia* les rapprocherait des *Pimeliini*.

Il y aurait donc lieu de concevoir une nouvelle tribu, la tribu des *Leucolaeophusini* nov., qui grouperait les genres *Pterolasia*, *Storthocnemis*, *Leucolaeophus*, *Pseudoplatyope* nov., *Mecopisthopus* et *Pseudostorthocnemis*; tribu qui aurait sa place près des *Pimeliini*.

⁴ *P. p. longicornis* Koch se retrouve cependant plus au Sud.

LAS LANGOSTAS EN VENEZUELA

Pietro GUAGLIUMI, Venezuela

Manuskript und Abstract nicht eingegangen.

THE ZOOGEOGRAPHY AND PHYLOGENY OF NASAL MITES OF THE GENUS STERNOSTOMA

K. E. HYLAND

Manuskript und Abstract nicht eingegangen.

ZONES AND POCKETS OF THE GREATEST DAMAGE CAUSED BY PHYTOPHAGOUS INSECTS

B. DOBROVOLSKY

Professor. Dr. Biological Science
Chair of Entomology at the Lomonossov University Moscow

Our studies on the distribution of insects were begun at the Plant Protection Station in Northern Caucasus and this work has gone on at the State Universities in Rostov and Moscow. Thus we have obtained a possibility to summarise the received data, including those which were taken from literature and archives, covering a period more than 50 years, but mainly the last 30 years of a well planned work of Soviet scientists and producing organisations (1).

The work has been carried out on the territory of ciscaucasian steppes, Northern Caucasus and partly along the Black Sea coast.

This territory, largely varying in its nature and in its economical importance (it includes 12 climate provinces), being used by us as a gigantic thermohydrostatic apparatus, has given us a possibility to disclose, even by primary comparisons, the ecological dependence.

Determining more precisely the subdivision of the areal according to the demension of caused damage (1, 2), we suggest to define in the areal itself the following: 1. The areal of damage—the territory, where even a slight and rare loss of yield has been detected. 2. Zones and pockets of greatest damage. 3. Zones and pockets of a considerable damage. 4. Zones and pockets of a slight, not very considerable damage.

In order to study the zones and pockets of greatest damage incurred by phytophagous insects 80 species were studied belonging to the order *Coleoptera*, *Lepidoptera*, *Homoptera*, *Orthoptera* and *Hymenoptera* (1)

The majority of insects which were studied belong to the well known pests of agricultural crops.

For the comparison, data were used obtained by means of division into districts according to the climate, botanical, geographical and soil principle (3, 4, 8).

The zones of greatest damage included territories, where the zones of greatest damage coincided with either natural or economical zone: pockets consisted of more limited areas of damage and occupied only one part of natural or economical zones.

As one could expect the spring up of zones and pockets of greatest damage is conditioned by a number of factors, one of them is the presence of plants cultivated by man or used by him.

This classification must be based on main conditions, determining the existence of zones and pockets, i. e. it must be an ecological classification. Basing on such a principle it is possible to pick out following zones and pockets:

1. Zones and pockets limited may only be—distribution of injured plants and by food specialisation of insects—phytotrophic zones.

A. Zones greatly limited because of restricted territory, occupied by plants or by monophagous or oligophagous insects (stenophytotrophical zones). As an example we can mention a zone of greatest damage caused by *Oberea linearis* L. at the Black Sea.

B. Less limited, because of a wider spread of plants used as food or because of lesser food specialisation of the insect—euryphytotrophical zone. As an example the zones damaged by *Caliroa limacina* Retz. can be mentioned.

C. Wider zones, limited by natural or economical zones, where the plants injured by insects, are growing. These zones are characteristic by polyphagous and oligophagous insects and can be classified as phytotrophical stationary zones or even phytotrophical landscape zones. For example the zone damaged by *Anisoplia austriaca* Hrbst, in Northern Caucasus.

Zones and pockets can be also zootrophical, depending mainly on the distribution of animals, on which the injurious insect is fed. These cases are comparatively rare.

Example: the zone damaged by *Epicauta erythrocephala* Pall. in ciscaucasian district.

2. Zones and pockets, limited mainly by climate conditions—climate zones.

A. Zones and pockets limited by temperature—thermal zones, such as zones and pockets damaged by *Eriosoma lanigerum* Hausm. in ciscaucasian region.

B. Limited by moisture—hygrophytic. Example: ciscaucasian zone of the greatest damage caused by *Lema melanopus* L.

3. Zones and pockets, limited mainly by soil conditions—edaphic zones. As an example pockets damaged by *Polyphylla fullo* L. can be mentioned.

Zones and pockets, limited by unsurpassable physical hindrances (impediment) are very rare and the border impassible for the insect occupies only one part of the pocket border. The mountains and rivers in such a case are not a real handicap, and more impassible is actually a changeable landscape, climate, growth and soil.

Zones and pockets of the greatest damage caused by phytophagous insects depend on the activity of the man and on the plants cultivated or used by him. Therefore these zones and pockets are almost always anthropogenous, i. e. the anthropic factor is taking part in their formation.

Season and time of insect migration from the place of its original distribution, direction and the way of its spreading, time of introduction for cultivation of plants injured by insects, reclamation of virgin soil, introduction of different control measures are determining the present borders of zones and pockets. *Melolontha pectoralis* Germ. is an interesting example. It has been introduced from Transcaucasus mainly into the eastern part of ciscaucasian region and has created there a zone of damage. The insect could not get fast enough over the steppe and therefore the Caucasian cockchafer could not penetrate farther than the northern line of Novorossiisk-Krapotkin-Moskovskoe.

The zones and pockets of greatest damage are subject to considerable changes mainly under the influence of farming activity of the man, carried out literally under our eyes. Some example of it: the introduction of field rotation and plowing of stubble, have practically put an end to the reproduction of *Zabrus tenebroides* Goere, which in the twenties of our century has incurred a mass loss of our winter grain crops.

The introduction of "armour" varieties of sunflower has saved this crop from *Homoeosoma nebulella* Schiff. and has put an end to the zone of greatest damage in all district of sunflower cultivation.

The introduction of *Aphelinus mali* Hald. into the Northern Caucasus in 1931 has done away with pockets of the most dangerous pest of orchards *Eriosoma lanigerum* Hausm.

The zones of damage by *Locusta migratoria* L. are put to an end too.

In the majority of cases the apparition of zones and pockets of greatest damage is caused by anthropic and climate factors.

The experience obtained during the process of study of those zones and pockets shows, that the classification of zones and pockets of considerable and low damage and of their areal must be unified.

The phenomenon of pockets of phytophagous insects is less complicated than that of the pockets of transmissible diseases of man and animals; great similarity is discovered which holds good for the pockets of insects—the carrier of the pathogen of man's and animal diseases and insects—carriers of the pathogen of plant diseases.

However the simpler and the more complicated cases according to the work of the academician E. N. Pavlovsky on the pockets of diseases (5, 6, 7) and the subdivision of pockets have much in common with the position with the pockets of phytophagous insects (2).

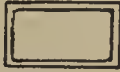
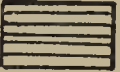
Characteristics	marks for separate points	line marks for districts	coloured marking
Has been surveyed, no pests, no damage	—		The borders are lined out in green.
Single, no importance Up to I per cent	∨		Green dots.
Slight 1-5 per cent.	○		Green.
Considerable 6-25 per cent	◎		Light blue.
Great 26-50 per cent	◐		Dark blue.
Very great 51-75 per cent	◑		Violet.
Maximum 76-100 per cent	●		Black.

Fig. 1. Conditional marking of the dimension of reproduction and damage of the phytophagous insects.

In order to have a possibility to compare materials according to the zones and pockets of damage caused by insects, an unified card system of obtained material and unified scale of damage valuation is necessary. A following scale and conditional marking can be suggested (see fig. 1). If there are separate, not very numerous data they are marked by signs put at each point of the district, where the survey has been carried out (see fig. 1).

LITERATURE

1. B. V. DOBROVOLSKY. Distribution of injurious insects. Pub. "Sovietskaia Nauka", Moscow, 1959. — 2. B. V. DOBROVOLSKY. Doctrine on the pockets of diseases and its application to phytophagous insects. Paper delivered at the IV Conference of the All-Union Society of entomologists. Moscow, 1960. — 3. E. M. LAVRENKO and V. B. COCHAVA (Red.). Geobotanical map of the USSR. BIN AN USSR, 1954. — 4. I. V. NOVOPOKROVSKY. The growth of the North Caucasian region. "Prirodnie uslovie Sev. Kav. kraia" v. 1. Ed. S. Kav. Kraisu. Rostov/D. 1925. — 5. E. N. PAVLOVSKY. Manual of man's parasitology. 5th ed., v. 1 & v. 11. Ed. AN USSR. M-L. 1946, 1948. — 6. E. N. PAVLOVSKY. On the principles of the study of the geography of natural pockets and parasite diseases. Col. "Materiali ko 2 ciesdu geogr.o-va SSSR." Ed. Acad. Sci USSR. M. 1954. — 7. E. N. PAVLOVSKY. The state of the science on the nature of pockets of man's diseases. Col. "Prirodnaia ochagovost bolesn. cheloveka i kraev. epidemiologia". Medgis. L. 1955. — 8. E. E. FEDOROV, A. I. BARANOV. Climate of the plain of the European part of the USSR in weather. Tr. in-ta geographii An SSSR 2. ed. 44, 1949.

DISTRIBUTION PATTERNS OF NEW WORLD ODONATA

B. ELWOOD MONTGOMERY

Purdue University, Lafayette, Indiana, USA

There have been few studies on the Zoogeography of any considerable number of species of New World Odonata. Almost the only paper of this type known to me is Kennedy's "Evolutionary Level in Relation to Geographic, Seasonal and Diurnal Distribution of Insects" (1928). He prepared lists of species of six subfamilies of Anisoptera for each 5° latitude from 60° N (Kodiak Island, Alaska) to 55° S (Terre del Fuego). The numbers of species of each subfamily were then plotted and also at least, in part, analyzed for evolutionary level. His conclusion was that "the curves of all modern groups show distinct rises at the tropics", and those "of the primitive groups all show their greatest heights in the general latitude of 35° to 45°N, but show also a distinct tendency to a similar rise at 20° to 35° S". In the speaker's opinion this differential between the North and South is probably due more to a lack of records in the southern hemisphere than to any inherent difference in the distribution of insects.

Calvert made a rather extensive zoogeographical study of the Odonata of Central America and Mexico in a paper entitled, "The composition and Ecological Relations of the Odonate Fauna of Mexico and Central America" (1908). This was supplemented in his review of the "Increase in Knowledge of the Odonata Fauna of Mexico, Central America, and the West Indies since 1908" in 1940 (1942).

Calvert used the Odonata, along with the Orthoptera and the Carabidae of New Jersey, and the Odonata of Cuba in a test of the age and area hypothesis under the title of "The Geographical Distribution of Insects and the Age and Area Hypothesis of Dr. J. C. Willis" (1923). His conclusions were negative. "It would therefore appear that the areas of distribution of the genera and of the species and the number of species within each genus of the Odonata of New Jersey afford very few hints as to the relative ages of the taxonomic units." "... in the Odonate fauna of Cuba ... I fail to find the key to the origin and evolution of species with the ease which Dr. Willis's commendation of Age and Area would lead me to expect ..."

Another important contribution to the geographical distribution of the New World Odonata was included in Byers' "A Contribution to the Knowledge of Odonata of Florida" (1930). He analyzed the species known from Florida (117) from their probable centers of distribution, their faunal relationships and the geological history of the Florida peninsula.

Somewhat similar analyses of the fauna of limited areas, but without geological considerations have been made by Montgomery in a series of five papers on the "Distribution and Relative Seasonal Abundance of the Indiana Species" (1942—1948), Walker on the Zygoptera of Canada and Alaska in the first volume of his "Odonata of Canada and Alaska" (1953), and Bick in his "Odonata of Oklahoma" (1957) and "Odonata of Louisiana" (1957).

A series of real contributions to the zoogeography of Dragonflies may be found in several generic monographs of New World Odonata. These include:

Walker, *Aeshna* (North American), 1912; Calvert, *Philogenia*, 1924; Williamson and Williamson, *Perilestes*, 1924; Walker, *Somatochlora* (North American), 1925; Calvert, *Palaemnema*, 1931; Montgomery, *Diastatops*, 1940; Borror, *Erythrodiplax*, 1942; Calvert, *Aeshna* (Neotropical), 1956; Schmidt, *Microstigma*, 1958.

Kennedy wrote separate articles on the phylogeny and geographical distribution of two genera—*Libellula* (1922) and *Erythemis* (1923). Each of these was, however, the companion paper to another paper; that of *Libellula* accompanied Kennedy's study of morphology of the penis in the genus and its usefulness in classification, and that of *Erythemis* a generic monograph by Williamson.

The preparation of a catalogue of the Odonata of the New World is furnishing material for study of the zoogeography of the entire order throughout the Nearctic and Neotropical Realms. Work is not sufficiently advanced to justify much Zoogeography—that is comparisons of evolutionary development and distribution, determinations of origins of groups either in time or space, and paths of migration.

However, it is possible to outline gross ranges and distributional patterns of all groups. I shall try to do this for selected families and genera.

In his recent "Reclassification of the Order Odonata," (1957) Fraser recognized 75 subfamilies (or families not subdivided) of extant Odonata. Representatives of 47 of

these 75 groups are known to occur in the New World; 42 are found in the Neotropical Realm, 25 in the Nearctic, and 20 of these are found in both realms. Only 10 subfamilies are endemic to the New World; two of these are found in both areas and eight only in the Neotropical. No family or subfamily is confined to the Nearctic.

The calopterygines are zygopterous dragonflies distinguished by many antenodal cross-veins (never less than five) and the position of the arculus at less than half the distance from the base of the wing to the nodus. They are generally highly colored, frequently metallic, and in many forms, the wings are colored wholly, or in part.

Of the six families, two (the Oriental and Ethiopian *Chlorocyphidae* and the Oriental *Euphaeidae*) do not occur in the New World, two (*Polythoridae* and *Dicteriastidae*) are Neotropical, and the other two (*Amphipterygidae* and *Calopterygidae*) include both New and Old World forms.

The *Amphipterygidae* are an ancient and archaic group with a Palaeogenic distribution; one species occurs from Colombia to Mexico, the others are Oriental and Indo-Australasian.

The *Dicteriastidae* (*Heliocharitidae*), including three genera and about 10 species, are found only in tropical America, from Colombia and Surinam to Peru and Brazil. The individual species have limited distribution.

The *Polythoridae* (*Thorinae*) (8 genera and approximately 60 species) are also tropical, but extend northward into Mexico. The greatest concentration of species is in Ecuador (16), Colombia (14) and Peru (12), with an even decrease from this area to Brazil (18), Bolivia (5), Venezuela, Panama and Central America (4 each), Guiana (2) and Mexico (1).

The *Calopterygidae* are cosmopolitan, but only one of three subfamilies is widespread. The *Hetaerinae* are Nearctic and Neotropical, the *Caliphaeinae* Oriental. The *Calopteryginae* occur in every zoogeographical region except the Australian but are most numerous (in genera) in the Oriental, particularly, and the Ethiopian. One genus, *Calopteryx*, is Holarctic, and extends southward in the New World to Central America, and another, *Iridictyon*, is known only from British Guiana. The *Hetaerinae* consist of two genera, *Mnesarete* (Lais), containing about 20 species, and *Hetaerina* with more than 40 species. About half of the species of *Mnesarete* are found in Brazil, but others occur in areas as distant as Colombia (1) and Argentina (3). Species of *Hetaerina* occur from Canada (1) to Argentina (3), and are fairly numerous throughout a wide area—Mexico (14), Central America (15), Colombia (8) and Brazil (13); two are known from the West Indies, the only species of the “calopterygines” there. Most of the species have limited ranges, but one *Americana*, extends from Canada to Central America, two from the United States into South America (Colombia and Brazil respectively), and several from Mexico to Colombia, Venezuela or the West Indies.

The Lestine dragonflies have long been distinguished from those of the agrionine group by the origin of the wing veins $M_1 + 2$ and M_3 nearer the arculus than the level of the nodus. However, Fraser has included in the superfamily, *Lestoidea* (*Lestinoidea*) a group of species from the Legion Podagrion Selys, on the basis of elongated anterior hamules of the male genitalia. If these latter are excluded, which I am inclined to do, the group consists of two families, each of which is divided into two subfamilies. The first of these, the *Perilestidae*, include the *Chorismagrioninae*, an Australian taxon of one species, and the *Perilestinae*, consisting of two Neotropical and one Ethiopian genus. *Perilestes* is a genus of six species, ranging from British Guiana through Brazil to Bolivia and Peru; *Perissolestes* a group of 11 species, in the same region but occurring northward through Colombia to Panama.

Only one subfamily of the *Lestidae*, the *Lestinae*, is found in the New World. Fraser lists 10 genera for this group but the distinctness of several of these from *Lestes*

is doubtful. Four genera are included in the New World list—the monotypical genera, *Cyptolestes* in Venezuela and *Superlestes* in Brazil, *Archilestes* with one species in Mexico, one in the western United States and another ranging from Venezuela through Central America, Mexico and the United States to the Atlantic Coast, and *Lestes*, a cosmopolitan genus with about 35 New World species. Although these occur from Canada to Argentina, none extends through any considerable portion of this area.

The *Hypolestidae* (which Fraser calls the *Pseudolestidae*), a group which Fraser transferred from the Agrionines to the Calopterygines, includes three subfamilies; one of which is based upon a single Australian species, and a second upon a genus of two species in Panama and Costa Rica. The third, the Hypolestinae, includes five genera, three of which are Oriental; *Hypolestes* is a West Indian genus of three species and *Rimanella* is a Surinam monotypical genus.

The *Synlestidae* (called *Chlorolestidae* by Fraser) includes eight genera, of which three are South African and two each Oriental and Australian. However Christiansen has recently described the genus *Phylolestes* from southern Haiti, belonging to this group.

The most dominant group of Anisopterous dragonflies are the *Libellulidae*, a complex of about 130 genera and more than a thousand species.

Fraser divided these forms into 13 groups, the most primitive of which he raised to family rank, the Macrodiplactidae. This so-called family contains four genera, all of which are Old World forms, except *Macrodiplax balteata*, found in southeastern United States and the West Indies.

The most advanced group of *Libellulidae* (and of the *Odonata*) are the *Trameinae* (called *Pantolinae* by Fraser). This includes two Oriental and Papuan, six Neotropical and two cosmopolitan genera. Four of the American genera, *Tauriphila* with five species, *Miathyria* with three, *Idiataphe* with two, and *Tholymis* with one, are widespread, extending from Mexico and the West Indies to Argentina, and specimens of all have been taken within the United States. *Tramea* is a genus of about 20 species found in all regions except the Palaearctic. The eight American species are generally either Nearctic or Neotropical, although two or three extend somewhat from one into the other. *Pantala* includes only two species; *flavescens* is the most widely distributed species of *Odonata*, occurring in all continents and on most islands between the 40th parallels; *hymenaea* is confined to the New World, but occurs from the northern United States to Argentina and Chile.

A CONTRIBUTION TO OUR KNOWLEDGE OF THE ZOOGEOGRAPHY OF THE LYGAEIDAE (Hemiptera: Heteroptera)

J. A. SLATER

Manuskript nicht eingelangt.

ABSTRACT

An analysis is made of the zoogeographical distribution of several subfamilies of Lygaeidae. The distributional patterns that emerge are interpreted to show relationships between faunal areas, degrees of isolation, transitional areas, and in some cases dispersal paths.

An attempt is made to indicate evolutionary differences between subfamilies as ascertainable from present day distribution. The patterns are interpreted against several theories to account for existing situations.

LES TRICHOPTÈRES DES EAUX AGITÉES DE LA RIVIÈRE DU DIABLE

ADRIEN ROBERT

Département de Biologie Université de Montréal

Importance des Trichoptères

Dans les eaux courantes, les Trichoptères constituent généralement le groupe principal d'insectes; ce n'est qu'en second qu'arrivent les Plécoptères et les Ephémères et à un rang encore moins élevé les autres groupes: Diptères, Coléoptères. En plaçant les Trichoptères au premier rang, nous avons seulement dans la pensée l'étendue de la masse biotique constituée par l'ensemble des espèces appartenant à ce groupe. Nous n'ignorons pas, la taille avantageuse des Plécoptères et l'abondance de certaines éphémères. La corpulence et la pullulation des larves de Trichoptères relèguent au second plan ces groupes qui ont toutefois leur importance; loin de nous la pensée de les omettre du complexe biologique des eaux courantes.

L'observation de milliers de contenus d'estomacs de poissons habitant les eaux courantes tels *Salvelinus fontinalis* Mitchill, *Salmo trutta* Linné, *Semotilus corporalis* Mitchill entre autres, nous fait mettre au premier plan l'ordre des Trichoptères comme source de nourriture pour ces habitants des rivières comme d'ailleurs les résultats que nous allons présenter.

Méthode utilisée

L'étude bio-écologique amorcée en 1958 de la faune d'une section de rivière des Laurentides pouvait être réalisée en utilisant concurremment plusieurs méthodes. Jusqu'à maintenant, nous avons surtout utilisé le genre de piège prôné en Amérique par Needham (1902), Ide (1940) et Sprules (1947). Il s'agit d'une grande cage d'un mètre carré de fond et de deux mètres environ de hauteur qui retient captifs les insectes qui sortent le l'eau. Une porte permet à l'observateur de pénétrer à l'intérieur et de récolter journellement tous les insectes métamorphosés depuis la veille.

Site choisi

La rivière du Diable coule du nord au sud, au centre du parc du Mont Tremblant, et forme par endroits de grandes étendues lacustres. Le lac Monroe sur les rives duquel est située la Station biologique du Mont Tremblant où ces travaux sont exécutés est l'un de ces lacs qui s'étend sur trois kilomètres environ et atteint près de 30 mètres de profondeur. En aval du lac Monroe, un barrage fut construit il y a quelque 50 ans et maintient encore le lac Monroe à un mètre ou deux plus élevé que jadis. Cependant, aujourd'hui comme autrefois, en aval du lac, l'eau roule sur un lit de cailloux de toutes tailles et parfois même sur la roche en place. C'est dans cet endroit que l'étude actuelle a été réalisée.

Au cours de l'été 1958, nous avons utilisé deux pièges disposés l'un près du rivage, l'autre à quelque 25 pieds du rivage, là où l'eau était plus vive. On trouvera une partie des résultats obtenus dans les Annales de la Société entomologique du Québec (vol 4) 1960. Dans la communication actuelle, il sera surtout question des résultats obtenus au cours de 1959. Nous n'avons utilisé qu'un seul piège, mais placé davantage encore dans le courant par rapport à 1958. Au moment de l'installation, l'eau dévalait avec force sur près d'un mètre de profondeur. Il fallut de gros fils d'acier et des blocs de ciment pour l'assujettir en place. Il tint bon toutefois toute la saison à l'endroit que nous avons choisi. En fait, ce n'est que les tout derniers jours que le grillage commença à céder par l'usure.

Durée des observations

Les observations ont porté sur une période de 3 mois et demi tant en 1959 qu'en 1958. Cette étendue correspond presque à l'ensemble de la période de métamorphoses des Trichoptères dans la région à l'étude. Le mois de septembre pourrait donner quelques métamorphoses plus tard que nous avons cessé nos observations.

Résultats d'ensemble

Le grillage utilisé ne permettait pas de retenir tous les insectes à se métamorphoser à l'intérieur de la cage. Des groupes comme les Cératopogonidés, les Hydroptilidés, certains Chironomidés s'échappent en général aisément. Toutefois, la très grande majorité des autres familles et groupes devaient être retenus intégralement. Les deux

pièges utilisés en 1958, du 24 mai au 2 septembre, ont permis de récolter respectivement 10,571 et 12,058 insectes. L'unique piège employé en 1959 a permis de récolter quelque 36,000 insectes.

La différence entre 1958 et 1959 provient, croyons-nous, surtout du débit de l'eau beaucoup plus élevé en 1959, ce qui favoriserait les Simulies en particulier qui figuraient au nombre de 26,000. Les Trichoptères, comme d'ailleurs les Plécoptères et les Ephémères doublèrent presque par rapport à l'année précédente. Et cependant, la distance par rapport au rivage était à peu près la même; seul le débit d'eau semblait différer de façon notable. Le nombre total de Trichoptères recueilli s'élève à 4165 en 1959.

Pourcentage mensuel

Les récoltes effectuées en 1958 avaient montré que le mois de juillet était la principale période d'éclosion des Trichoptères dans cette région des Laurentides, 75% environ s'étaient métamorphosés au cours de ce mois. Juin avait fourni 10%, et août les 15% autres.

Les récoltes de l'année 1959 se sont réparties assez différemment: soit 15% en juin, 60% seulement en juillet et 25% au cours du mois d'août. On pourrait trouver la raison de ces différences importantes dans les gradients de température très différents d'une année à l'autre. L'année 1958 avait été particulièrement froide; l'eau avait pris un temps considérable à se réchauffer et s'était refroidie tôt au mois d'août. Par contre, le printemps 1959 a été clément et les chaleurs se sont prolongées à une partie notable du mois d'août. La comparaison des températures pour les deux années permet aisément d'interpréter les résultats.

Variations des températures de l'eau de La Diable au cours de 1958 et 1959 en 0° C

	24 mai	24 juin	13 juillet	15 août	29 août
1958	10	15	20	20—22	15
1959	15	17	21	22—24	21

Succession des espèces

La méthode de collections utilisée permet de connaître la date précise d'apparition de chacune des espèces. Apparemment dans la région à l'étude les derniers jours de mai conviennent pour déceler les premières espèces de la saison. Aucune n'apparaîtrait plus tôt. Au cours de 1959, deux espèces seulement débutèrent en mai; ce sont: *Glossosoma lividum* Hagen ou *Mystrophora* et *Hydropsyche sparna* Ross. Fait surprenant, ces deux espèces ont donné quelques individus tout au long de l'été; sans maximum en aucune période.

Plus de quinze espèces font leur apparition au cours du mois de juin; trois n'ont pas été revue par la suite, ce sont: *Psilotreta indecisa* (Walker), *Hydropsyche recurvata* Banks et *Hydropsyche bifida* Banks. Quelques espèces, telles *Macronemum zebratum* (Hagen), *Hydropsyche dicantha* Ross, *Nyctiophylax vestitus* (Hagen), *Lype diversa* (Banks) ont eu comme période de métamorphose du 10 juin au 20 juillet. Les autres de ce groupe ont eu des représentants au cours de chacune des neuf périodes de 10 jours entre le début de juin et la fin d'août.

Parmi les espèces qui ont débuté en juillet se trouvent treize entités; deux seulement ont eu de nombreux représentants: *Micrasema wataga* Ross et *Rhyacophila vuphipes* Milne. Les autres n'ont eu que quelques rares représentants: soit qu'il s'agisse d'espèces rarissimes, soit qu'il s'agisse d'espèces dont le principal habitat serait ailleurs.

Maximum d'éclosion

Parmi les espèces qui ont montré un certain maximum dans leur date d'apparition il conviendrait de signaler les suivantes et de les grouper ainsi.

Maximum en juin	Maximum en juillet	Maximum en août
<i>Psilotreta indecisa</i> (Walker)	<i>Hydropsyche walkeri</i> (Bet. + Mos.)	<i>Rhyacophila fuscula</i> (Walker)
	<i>Cheumatopsyche minuscula</i> (Banks)	<i>Rhyacophila vuphipes</i> Milne
	<i>Athripsodes dilutus</i> (Hagen)	<i>Chimarra aterrima</i> Hagen
	<i>Macronemum zebratum</i> (Hagen)	
	<i>Chimarra obscura</i> (Walker)	
	<i>Chimarra socia</i> Hagen	
	<i>Nyctiophylax vestitus</i> (Hagen)	
	<i>Polycentropus confusus</i> Hagen	
	<i>Micrasema wataga</i> Ross	

Abondance des espèces

Quand il s'agit de déceler l'importance des diverses espèces dans un milieu, le facteur abondance ou pullulement a son intérêt. Evidemment, le nombre qui arrive à complet développement peut être très différent du nombre d'individus produits à l'origine. Les causes de destruction sont nombreuses; le cannibalisme est intense à cause de la densité même des populations et les diverses espèces de poissons signalés précédemment consomment des quantités considérables de larves en toutes saisons. Pour un individu qui arrive à maturité un ou des milliers doivent être produits.

Huit espèces seulement ont dépassé les 100 individus au mètre carré ce sont:

<i>Rhyacophila fuscula</i> (Walker)	<i>Hydropsyche walkeri</i> (Bet. + Mos.)
<i>Rhyacophila vuphipes</i> Milne	<i>Cheumatopsyche minuscula</i> (Banks)
<i>Chimarra obscura</i> (Walker)	<i>Macronemum zebratum</i> (Hagen)
<i>Chimarra socia</i> Hagen	<i>Micrasema wataga</i> Ross

Conclusion

A l'exception des Molannidés, Limnéphilidés et Phryganéidés, toutes les autres familles de Trichoptères nord-américaines comptent des représentants dans cette section de rivière. Celles qui comptent le plus de représentants sont les Hydropsychidés: 9 espèces; Philopotamidés et Psychomyiidés et Leptocéridés: 5 espèces chacune; Rhyacophilidés, 4 espèces; les autres ne figurent que par une ou deux espèces. Au total cette section de rivière héberge entre 35 et 40 espèces de Trichoptères. Huit espèces sont très abondantes; huit autres espèces figurent avec une abondance moyenne; les autres sont clairsemées. Pour connaître mieux ces dernières, il serait nécessaire d'étendre nos recherches à d'autres secteurs de la rivière, car peut-être sont elles limitées par l'habitat lui-même.

Déjà en 1958, nous avons décelé de grandes divergences entre les résultats obtenus tout auprès de la rive et plus au large, un courant très faible et un courant de moyenne amplitude. Les résultats obtenus cette année confirment le fait que certaines espèces sont vraiment dans leur climax là où l'eau est agitée. Cependant, à cause des variations

d'intensité du courant au cours de l'été, il peut arriver que certaines espèces se déplacent au cours de la saison et leur présence dans un endroit où l'eau printanière est agitée être accidentelle.

RÉFÉRENCES CITÉES

IDE, F. P., 1940. Quantitative détermination of the insect fauna of rapid water. Univ. Toronto Studies, Biol. 47. Pub. Ont. Fish. Res. Lab., 59: 5—20. — NEEDHAM, J. G., 1908. Report of the entomological field station conducted at Old Forge, N. Y. in the summer of 1905. Bull. 124, N. Y. State Museum, pp. 167—172. — ROBERT, Adrien, c. s. v. 1960. Les Trichoptères de la région du lac Monroe, parc du Mont Tremblant, Qué., Ann. Soc. Ent. Qué., 4 (1958): 47—61. — SPRULES, Wm. M., 1947. An ecological investigation of Stream Insects in Algonquin Park. Ontario. Univ. Toronto Studies, Biol. 56. Pub. Ont. Fish. Res. Lab., 69: 1—80.

GRÉGARINES STYLOCÉPHALIDES ET COLÉOPTÈRES TÉNÉBRIONIDES

(Spécificité et répartition des parasites chez leurs hôtes)

JEAN THÉODORIDÈS et FRANKLIN PIERRE, Paris

Divers parasitologistes ont insisté ces dernières années sur les relations existant entre un groupe donné de parasites et un groupe d'hôtes, considérant notamment le problème de la spécificité et ses modalités: spécificité phylogénique avec évolution parallèle entre les lignées d'hôtes et de parasites, dans le cas d'un parasitisme ancien, spécificité écologique liée à l'écologie de l'hôte dans le cas d'un parasitisme récent.

Ces études ont surtout porté jusqu'ici sur des parasites de Vertébrés (Helminthes, Insectes ectoparasites) et ont même donné lieu à un Symposium tenu à Neuchâtel en 1957¹.

Rien n'a encore été tenté en ce domaine pour ce qui est des parasites d'Invertébrés et nous voudrions examiner ici les rapports existant entre un groupe de Grégaires: les Stylocéphalides et les Coléoptères Ténébrionides, groupes dont chacun de nous est respectivement spécialiste.

Répartition des Stylocéphalides chez les Ténébrionides

La famille des Stylocéphalides comprend actuellement les 7 genres suivants: *Lophcephalus* Labbé 1899, *Campanacephalus* Théodoridès 1955, *Clavicephalus* Théodoridès 1959, *Cystocephalus* A. Schneider 1886, *Oocephalus* A. Schneider 1886, *Sphaerorhynchus* Labbé 1899, *Stylocephalus* Ellis 1912. tous parasites intestinaux de Ténébrionides.

Voyons maintenant quels sont leurs hôtes et leur répartition géographique: *Lophcephalus*: 2 spp. (*L. insignis* Schneid. chez *Helops striatus* France; *L. fernandezi* Théod. chez *Hegeter tristis* F. et *H. amaroides* Woll. Canaries). *Campanacephalus*: 1 sp. (*C. villiersi* Théod. chez *Macropoda variolaris* Ol. Sénégal, Cameroun et chez *Taraxides punctatus* Fabr. et *Gargilius* sp. Congo ex-Belge).

Clavicephalus: 1 sp. (*C. madagascariensis* Théod. chez *Melanocratus* sp. Madagascar).

Cystocephalus: 1 sp. (*C. algerianus* Schneid. chez *Pimelia* sp. Algérie; var. *mauritania* Tuzet et Théod. chez 21 Ténébrionides appartenant aux genres *Erodius*, *Zophosis*, *Dailognatha*, *Pachychila*, *Tentyria*, *Tenthyrina*, *Adesmia*, *Pimelia*, *Thriptera*, *Mesomorphus* d'Europe méridionale (France, Espagne), d'Afrique (Mauritanie, Maroc) et

¹ Premier Symposium sur la spécificité parasitaire des parasites de Vertébrés, 1 vol. 324 p. P. Attinger, Neuchâtel, 1957.

d'Asie (Israël). *Adesmia karelini* d'Iran héberge la variété *persica* Théod. (cf. J. Théod. doridès, Sporozoaires d'arthropodes d'Iran, Ann. Parasitol. 36, 1961, 17—38).

Oocephalus: 1 sp. (*O. hispanus* Schneid. chez *Morica* sp. d'Espagne et *Megalodacne abnormalis* Crotch, Erotylide (hôte accidentel) du Congo ex-Belge.

Sphaerorhynchus: 2 spp. (*S. ophioides* Schneid. et *S. hamoni* Tuzet et Théod. chez des *Akis*, *Morica* et *Cyphogenia* du sud de la France, de Corse, du Maroc et d'Iran).

Stylocephalus: c'est le genre de la famille qui compte le plus grand nombre d'espèces (une vingtaine) dont certaines mériteraient d'être revues.

Les voici par ordre alphabétique avec leurs hôtes et leur répartition géographique:

<i>Stylocephalus</i>	Hôtes	Répartition géographique
1. <i>bahli</i> Misra	<i>Gonocephalum helopioides</i> Fairm.	Inde
2. <i>eastoni</i> Théod.	<i>Blaps inflata</i> All.	Maroc
3. <i>eledonae</i> Foerster	<i>Eledona agaricola</i> Hbst. <i>Pentaphyllus testaceus</i> Hellw. <i>Mycetophagus piceus</i> F. ²	Allemagne
4. <i>filiformis</i> Théod.	<i>Gonocephalum</i> sp. <i>Gonocephalum</i> sp. <i>Quadrideres interioris</i> Geb. <i>Gonocnemis</i> sp.	Madagascar Congo ex-Belge Congo ex-Belge Congo ex-Belge
5. <i>giganteus</i> Ellis	<i>Eleodes</i> sp., <i>Asida opaca</i> Say <i>Asida</i> sp., <i>Eusattus</i> sp.	Etats-Unis
6. <i>gigas</i> Filipponi	<i>Blaps gigas</i> L., <i>B. lethifera</i> Marsh <i>B. mucronata</i> Latr.	France, Italie
7. <i>gladiator</i> L. F. Blanchard	<i>Elenophorus collaris</i> L.	France
8. <i>indicus</i> Misra	<i>Opatroides vicinus</i> Fairm.	Inde
9. <i>ingeri</i> Gibbs	<i>Gonocephalum arenarium</i>	Afrique du Sud
10. <i>longicollis</i> Stein	<i>Blaps lusitanica</i> Hbst. <i>B. gibba</i> Lap., <i>B. sulcata</i> Cast. ³ , <i>Blaps</i> spp.	France, Italie, Israel, Iran
11. <i>mucronatus</i> Filipponi	<i>B. mucronata</i> Latr.	Italie
12. <i>oblongatus</i> (Hamm.)	<i>Asida</i> spp., <i>Heliopathes littoralis</i> Esp., <i>Micrositus semicostatus</i> Muls., <i>Dendarus piceus</i> Os., <i>Opatrum sabulosum</i> L., <i>Phylan</i> spp.	France, Espagne Israel
13. <i>pauliani</i> Théod.	<i>Phrynocolus tenuesculptus</i> Fairm. <i>P. ovipennis</i> Fairm., <i>Selinus abacoides</i> Fairm.	Madagascar
14. <i>phalloides</i> Théod.	<i>Blaps</i> sp., <i>B. requieni</i> Sol. <i>Mesomorphus longulus</i> Reiche <i>Erodius puncticollis ecostatus</i> Crotch	Iran, Maroc Israel
15. <i>phaleriae</i> Tuzet et Ormières	<i>Phaleria cadaverina</i> Muls.	France
16. <i>reticulatus</i> Filipponi	<i>Blaps gigas</i> L.	Italie
17. <i>variabilis</i> Tuzet et Théod.	<i>Tentyria mucronata</i> Stev. <i>Asida sericea</i> Ol. <i>Stenosis angustata</i> Hbst. <i>Tentyria tessulata</i> Tausch	France Iran

² Il s'agit ici de l'infestation probablement accidentelle d'un Mycétophagide, famille différente des Ténébrionides.

³ Léger (Arch. f. Protist. 3, 1904, p. 303—357) aurait trouvé cette espèce chez *Scaurus tristis* Ol.

Spécificité des parasites pour les hôtes

On constate les faits suivants:

1. Seuls les genres *Sphaerorhynchus* et *Oocephalus* sont inféodés à une seule tribu de Ténébrionides, les *Akidini*, indice d'un parasitisme probablement ancien et rigoureux.

2. Le genre *Cystocephalus* parasite indifféremment des *Tentyriinae* et *Tenebrioninae* (mais seulement ici les deux tribus des *Pimeliini* et *Pedinini*).

3. Le genre *Stylocephalus* parasite des *Tentyriinae* (*Erodiini*), *Asidinae* et *Tenebrioninae* (toutes les tribus sauf les *Pimeliini*).

On remarque dans ce dernier cas une sorte de vicariance entre *Stylocephalus* et *Cystocephalus* dans leur répartition chez les *Tenebrioninae*.

Ce sont ces constatations qui nous paraissent les plus intéressantes et nous allons voir qu'elles cadrent avec ce que l'on sait actuellement de la classification des Ténébrionides et des affinités entre les diverses tribus de ce vaste groupe.

4. On ne peut guère dans l'état actuel de nos connaissances tirer des conclusions valables quant à la répartition chez leurs hôtes des trois genres *Lophocephalus*, *Campanacephalus* et *Clavicephalus* encore insuffisamment connus.

Notons cependant que l'existence simultanée des deux premiers de ces genres chez des Ténébrionides du groupe des « Mélasomes » des anciens auteurs (c. à. d. composé d'espèces terricoles désertiques ou steppiques) à rapprocher des *Tentyriinae sensu* C. Koch, et chez ceux du groupe des *Tenebrionini* phytobies des régions forestières milite en faveur d'un parasitisme plus récent avec spécificité parasitaire moins rigoureuse.

Cette hypothèse serait confirmée par la forme de l'appareil de fixation (épimérite) des céphalins de ces trois genres qui est du type « sans col bien différencié », alors qu'au contraire dans les genres *Stylocephalus*, *Sphaerorhynchus*, *Oocephalus* et *Cystocephalus* il y a toujours un col plus ou moins allongé qui serait en rapport avec un parasitisme plus ancien et plus rigoureux.

Spécificité des hôtes pour les parasites

En confrontant les données précédentes, on remarque que certains genres de Ténébrionides n'hébergent qu'un seul genre de Stylocéphalides alors que d'autres peuvent en héberger plusieurs.

Voici quelques exemples concrets:

Blaps, *Gonocephalum*, *Asida*, *Elenophorus*, *Opatrum*, *Phaleria* etc., n'hébergent que des représentants du genre *Stylocephalus* alors que les genres *Erodius*, *Tentyria*, *Mesomorphus* peuvent héberger des espèces des genres *Stylocephalus* et *Cystocephalus*.

Il semble que cette répartition des Stylocéphalides chez leurs hôtes soit parfois en rapport avec la physiologie intestinale de ceux-ci et également avec les conditions écologiques présentées par leur tube digestif (texture du contenu intestinal, pH, flore intestinale etc.).

Ceci explique que chez certains genres (par exemple *Blaps*) on ne rencontre que des représentants du genre *Stylocephalus* à l'exclusion de tout autre genre de la famille.

Nous devons maintenant examiner dans quelle mesure la systématique des Ténébrionides cadre avec les faits examinés précédemment quant à la répartition des Stylocéphalides.

Les Ténébrionides forment dans l'ordre des Coléoptères une famille importante qui compte environ 15.000 espèces réparties actuellement en une cinquantaine de tribus.

L'ensemble se subdivise en trois sous-familles: *Tentyriinae*, *Asidinae* et *Tenebrioninae* (H. Gebien). Les deux premières sous-familles et une partie de la troisième sont essentiellement constituées de formes propres à la steppe ou au désert, alors que certaines tribus de *Tenebrioninae* comptent surtout des espèces liées aux régions forestières, points dont il y a lieu de tenir compte dans une étude concernant la répartition de leurs parasites d'autant plus que ces derniers dans le cas des Grégarines comportent un stade libre (le kyste)⁴.

Le nombre de genres de Ténébrionides dont le parasitisme par les Stylocéphalides a été étudié constitue à peu près le vingtième de la famille d'une part et d'autre part, les affinités de plusieurs groupes de ces Coléoptères étant encore très incertaines, les faits énoncés ici doivent être considérés comme provisoires.

On notera cependant que:

1. Les *Akidni* (parasités par les seuls genres *Sphaerorhynchus* et *Oocephalus* qui leur sont propres) constituent un groupe isolé et certainement très ancien. La systématique des hôtes se superpose donc ici avec celle des parasites.

2. Les *Pimeliini* qui sont les seuls *Tenebrioninae* connus jusqu'ici avec les *Pedinini* comme bébergeant des *Cystocephalus* appartiendraient peut-être en fait aux *Tentyriinae* dont ils constitueraient une section particulière. Là également en définitive, la systématique des parasites suivrait celle des hôtes.

Dans ces deux cas le parasitisme serait plutôt phylogénique, alors qu'il est écologique dans le cas des *Stylocephalus* qui parasitent indifféremment, nous l'avons vu, un grand nombre de genres de Ténébrionides de diverses tribus.

Telles sont les conclusions que nous tirerons pour le moment de cette étude préliminaire où nous avons voulu avant tout poser le problème et montrer que les faits observés en ce qui concerne des parasites de Vertébrés se retrouvent chez ceux d'Invertébrés.

⁴ Cette classification qui est en fait celle établie par Leconte et Horn au siècle dernier pour les Ténébrionides américains ne peut actuellement être considérée comme satisfaisante. C. Koch en se basant sur la phylogénie des formes primitives d'Afrique du Sud s'efforce actuellement d'améliorer cette classification. Mais, malgré cela, la position exacte de plusieurs groupes importants demeure encore incertaine.

ÖKOLOGISCHE GRUPPIERUNGEN DER SCHNELLKÄFER (Coleoptera, Elateridae) IN WESTSIBIRIEN

Dr. A. I. TSCHEREPANOV

Akademie der Wissenschaften, Biolog. Inst., Sibirische Abteilung, UdSSR

Innerhalb der Grenzen von Westsibirien gibt es folgende Landschaftszonen: Tundra und Waldtundra, Nadelwälder, Waldsteppen, Steppen, Bergwald- und alpine Gürtel. Die klimatischen, edaphischen, biotischen und anderen natürlichen Bedingungen dieser Zonen sind verschiedenartig, was zur Bildung von Schnellkäfervereinen, die sich nach ihren ökologischen Eigenschaften stark unterscheiden, geführt hat..

Westsibirien wird von nicht weniger als 117 Schnellkäferarten besiedelt. Nach ihrem synökologischen Verhalten und anderen Merkmalen können sie in folgende ökologische Gruppen eingeteilt werden:

Die erste Gruppe umschließt die typischen Dendrophylen, die biologisch mit Waldungen verbunden sind. Dazu gehören etwa 30 Arten, darunter: *Adelocera altaica*

Cand., *A. fasciata* L., *A. conspersa* Gyll., *Elater praeustus* Reitt., *E. sanguineus* L., *E. eurinus* Tsher., *E. nigror* Reitt., *Melanotus rufipes* Herbst., *Harminius undulatus* Deg., *Athous rufiventris* Eschz., *Denticollis linearis* L., *D. varians* Germ. und andere. Diese Käferarten übertreten niemals die Waldgrenzen. Ihre Larven leben meist im faulen Holz, nur selten in dichten Moosrasen oder im humosen Boden.

Die zweite Gruppe der Arten ist in bezug auf ihre Biotope mannigfaltiger. Sie besiedelt die Wälder und benachbarte offene Flächen. Zu dieser Gruppe gehören mindestens 45 Arten, von denen folgende am zahlreichsten anzutreffen sind: *Lacon murinus* L., *Cardiophorus ruficollis* L., *Limonius minutus* L., *L. parallelus* Motsch., *Athous subfuscus* Müll., *Corymbites cupreus* F., *C. boeberi* Germ., *Selatosomus impressus* F., *S. nigricornis* Panz., *S. melancholicus* F., *Prosternon tessellatum* L., *P. sericeum* Gebl., *Dolopius marginatus* L. und andere. Die Larven dieser Käferarten leben vorzugsweise in Podsolböden, sind aber auch manchmal in ausgelaugter Schwarzerde in Wiesen- und Moorböden anzutreffen. Sie siedeln sich selten im faulen Holz an und fehlen vollkommen in kastanienfarbenen Böden der ausgedehnten Steppen.

Die dritte Gruppe der Schnellkäferarten besiedelt offene Flächen der Wald- und Steppenzonen. Zu dieser Gruppe gehören 14 Arten, darunter: *Agriotes obscurus* L., *A. lineatus* L., *A. sputator* L., *Corymbites sjelandicus* Müll., *Selatosomus spretus* Mannh., *S. incanus* Gyll., *Hypnoidus quadripustulatus* F. und andere. Ihre Larven siedeln sich in Wiesenböden und degradierten ausgelaugten Schwarzerden an. Einige von ihnen (*Agriotes obscurus* L.) leben ebenfalls in Podsolböden, auf denen der Wald gerodet wurde (insbesondere wenn er in Acker umgewandelt ist) oder (*Agriotes sputator* L.) in den dünnen Schichten der südlichen Schwarzerden sowie in den mittleren und hochgradigen Alkaliböden.

Die vierte Gruppe der Schnellkäferarten besiedelt weite Steppenflächen, die etwas trockeneres Klima haben. Sie schließt nicht mehr als 9 Arten ein, darunter: *Cardiophorus atramentarius* Er., *C. ebeninus* Germ., *C. vexillarius* Cand., *Limoniscus suturalis* Gebl., *Selatosomus latus* F. und andere. Die Larven dieser Gruppe leben hauptsächlich in kastanienfarbigen Böden in ausgelaugter degradierte (häufig wenig humushaltiger) Schwarzerde der Steppen- und Waldsteppenzonen. Nur einige Arten (*Selatosomus latus* F., *Cardiophorus atramentarius* Er.) sind auch äußerst selten in trockenen Wiesenböden im Süden der Nadelholzwälderzone anzutreffen.

Die fünfte Gruppe besteht aus jenen Arten, die die Böden der Polartundren und des alpinen Gürtels besiedeln, wo ewiger Frostboden verbreitet ist. Diese Gruppe schließt ungefähr 19 Arten ein, darunter: *Hypnoidus basalis* Motsch., *H. hyperboreus* Gyll., *H. depressus* Gebl., *Selatosomus rugosus* Germ. und andere. Die Larven dieser Arten leben in Moosdecken und in schwach ausgeprägten Gleypodsolböden der Tundra, in kieshaltigen Böden der hochalpinen und subalpinen Wiesen, unter Steinen an Ufern der Gebirgsflüsse usw.

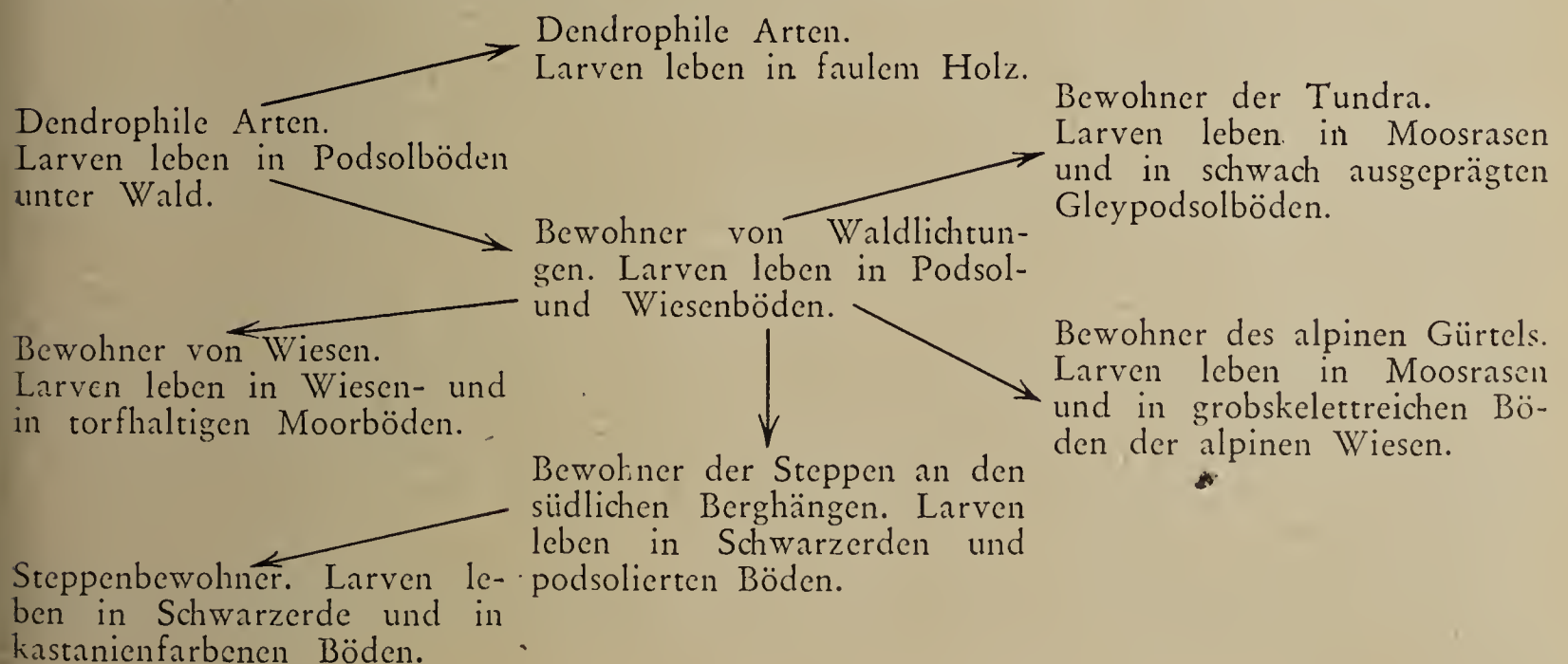
Zieht man eine Linie von Norden nach Süden, von der Küste des Nördlichen Eismeers bis zum alpinen Gürtel des Altaigebiets, so kann man einen allmählichen Wechsel von ökologisch-faunistischen Gruppierungen der Schnellkäfer feststellen. So, zum Beispiel, in den Grenzen der Tundra und Walddundra (ungefähr bis zum 65° n. Br.) dominieren unter den Schnellkäfern die Arten der Gattung *Hypnoidus*, *Selatosomus rugosus* Germ. und andere, deren Larven in Moosrasen und in Gleypodsolen leben. In der Nadelwaldzone (zwischen dem 65° und 56° n. Br.) herrschen die dendrophilen Arten vor, die Arten der Gattung *Elater* und viele Arten der Gattung *Selatosomus*, die in biotischer Verbindung mit Waldbiozönosen stehen und deren Larven in faulem Holz, in Böden unter dem Blätterdach des Waldes und der Waldlichtungen leben. Auf offenen Flächen in der Zone der südlichen Taiga und der Waldsteppe (ungefähr bis zum

55° n. B.) herrschen die Arten *Agriotes obscurus* L., *Hypnoidus quadripustulatus* F. vor, die Wiesenböden besiedeln. Die Steppenzzone südlich des 55° n. B. ist von xerophilen Arten bevölkert, unter denen *Selatosomus latus* F. vorherrscht. Die Larven dieser Arten leben in den trockenen südlichen Schwarzerden und in kastanienfarbenen Böden. Im Südosten Westsibiriens befindet sich das Altai-Sajanische Bergsystem. Hier, an den Grenzen des Bergwaldgürtels dominieren die Arten der Gattungen *Elater*, *Adelocera* und *Selatosomus*, die mit den Wäldern in biotischer Verbindung stehen. Schließlich innerhalb des alpinen Gürtels, wo sich Tundren, alpine und subalpine Wiesen befinden, dominieren die Arten des arctoalpinen Komplexes (*Hypnoidus hyperboreus* Gyll., *H. depressus* Gebl., *Selatosomus rugosus* Germ.), deren Larven sich in Moosrasen und im Boden befinden, wo eine relativ niedrige Temperatur herrscht.

Neben der Abwechslung der ökologisch-faunistischen Gruppierungen verändern sich bei den Schnellkäfern die physiologisch-morphologischen Eigenschaften, z. B. die Durchlässigkeit der Kutikula. So ist die Kutikula bei den Larven des *Selatosomus aeneus* L., die verhältnismäßig feuchte Waldböden besiedeln, durchlässiger als bei den Larven des *Selatosomus latus* F., die in den Trockenböden der Steppenzonen leben. Von uns durchgeführte Versuche haben gezeigt, daß Larven des *Selatosomus aeneus* L., die in luft-trockenen Boden versetzt wurden, schneller ihr Wasser verloren und bedeutend früher umkamen als die Larven von *Selatosomus latus* F., die sich unter gleichen Bedingungen befanden. Durch die Untersuchungen von L. M. Semjonowa wurde festgestellt, daß die Kutikula, besonders die Epikutikula, bei den Larven des *Selatosomus latus* F. stärker entwickelt ist als die des *Selatosomus aeneus* L.

Die große Mehrheit der Schnellkäferarten ist biotisch mit den Waldbizönosen verbunden. Es gibt unter ihnen keine einzige, mehrere Arten umfassende Gattung, deren Arten nicht Waldbewohner wären. Das läßt darauf schließen, daß die Schnellkäfer (wenigstens in Westsibirien) in längst vergangenen Zeiten nur Waldformationen besiedelt haben. Der Rückgang der Waldmassive und die Bildung der Steppenformationen veranlaßten die Schnellkäfer, sich allmählich an diese Bedingungen zu adaptieren. Die Formierung der ökologisch-faunistischen Gruppierungen der Schnellkäfer verlief gleichzeitig mit der Entstehung der Landschaftszonen. Dabei paßten sich einige Arten der Schnellkäfer an das Leben in Böden unter dem Blätterdach des Waldes an; die anderen Arten dagegen brachten ihre Nachkommenschaft im faulen Holz unter, und die dritten, die auf offene Flächen geraten waren, adaptierten sich schließlich an die trockenen Steppenböden.

Man kann die Entstehung der ökologisch-faunistischen Gruppierungen der Schnellkäfer Westsibiriens durch folgendes Schema darstellen:



APPAREILS ÉLECTRIQUES SPÉCIALEMENT CONSTRUITS POUR LA CAPTURE DES INSECTES PHOTOPHILES ET LA POSSIBILITÉ DE LEUR PLUS VASTE UTILISATION¹

(See Table XVI)

Ing. JOVAN STANČIĆ et Dr. MILORAD TADIĆ
Chargés de recherches de l'Institut « Nikola Tesla », Beograd

A l'Institut « Nikola Tesla » (Beograd) qui étudie les phénomènes électriques, on a construit, en 1954, les prototypes des appareils électriques destinés à l'extermination des insectes dans les locaux fermés. La construction de ces appareils a été effectuée sous la direction de l'ingénieur Vladimir Zloković, chargé de recherches de cet Institut. Plus tard, au cours des années 1956, 1957, 1959 et au début de l'année 1960 on a continué de perfectionner ces appareils et on en a construit deux nouveaux types, adaptés à la capture des insectes photophiles dans la nature où ils ont été essayés.

La partie entomologique de l'étude de ces appareils a été confiée à l'ingénieur Jovan Stančić et au docteur Milorad Tadić — entomologistes de l'Institut pour la Protection des Plantes (Beograd).

Les appareils électriques destinés à la capture des insectes photophiles se composent de deux éléments — pièges lumineux — une lampe fixée à l'intérieur de l'appareil et une grille formée de fils métalliques, alimentée, à l'aide d'un transformateur spécial, par du courant électrique à haute tension, suffisamment puissant pour tuer les insectes. Les insectes, attirés par la lumière, se heurtent à la grille et entrant de cette façon — dans le champ de haute tension de la grille, succombent tués par le courant électrique. Outre les éléments mentionnés ci-dessus, l'appareil possède un fond mobile en forme d'un entonnoir muni à la base d'une boîte-collecteur pour recueillir les insectes tués. Au dernier prototype de l'appareil on a construit un toit léger plus large, fait en matière plastique, qui protège les insectes capturés contre l'humectation pendant la pluie.

Objet et méthode de recherches

Les appareils électriques ayant été originellement destinés à tuer les insectes dans les locaux fermés, leur efficacité a été examinée dans les laiteries, fabriques de produits de charcuterie, à l'usine de colle, dans les étables, dans les entrepôts de tabac etc. Ces dernières années, pourtant, on a étudié la possibilité de leur utilisation exclusivement dans la nature — dans les champs cultivés ou dans les vergers, dans le but d'examiner la faune des insectes photophiles nuisibles, utiles et indifférents ainsi que la possibilité d'emploi de ces appareils pour la protection des plantes. Ces appareils ont été essayés jusqu'ici dans plusieurs régions de Yougoslavie, typiques au point de vue entomologique: à Zemun près de Beograd — dans un jardin fruitier; aux environs de Veliko Gradište (Serbie Orientale) dans un terrain sablonneux et dans les marais de Ram; près d'Ulcinj, dans un champ de coton et à Kotor (Littoral monténégrin) dans une olivaie; à Zrenjanin dans un terrain recouvert de vergers et de céréales etc.

Au cours des recherches effectuées pendant plusieurs années ces appareils ont été essayés durant toute la saison, c. à d. à partir de la première apparition des insectes dans la nature — au début de printemps, jusqu'à l'automne lorsque leur activité cesse (du 15 avril au 15 octobre). Ils étaient mis en marche chaque jour au crépuscule, et fonctionnaient pendant toute la nuit, sans égard aux conditions météorologiques. La mise en marche et l'arrêt de l'appareil s'effectuaient automatiquement. Les matériaux composés d'insectes capturés, ont été enlevés journallement des appareils électriques et classés selon les dates et pour chaque appareil individuellement et ensuite conservés jusqu'à l'analyse détaillée.

Dans la localité de Zemun, on a posé dans le verger quatre appareils simultanément, chacun avec une espèce différente de lumière, à savoir: lumière ordinaire blanche, lumière ultraviolette, lumière jaune et lumière de néon. Dans les appareils à la lumière blanche ordinaire on utilisait les ampoules de différente puissance — de 40 à 150 W (370—2000 Lm.), dans les appareils à la lumière jaune — les ampoules de 60 et 80 W, tandis que la lampe à la lumière ultraviolette avait constamment la même puissance, c. à d. 125 W (Type HPW, 220 V — Philips), au spectre de 3.600 Å⁰ et celle de néon 45 W.

¹ Les auteurs publieront une étude détaillée sur ces recherches après la fin des expériences de 1960.

Résultats des investigations

En ce qui concerne l'attractivité relative de ces différentes lumières, les meilleurs résultats ont été obtenus par les appareils à la lumière ultra-violette, car ils attirent, par comparaison aux autres appareils, le plus grand nombre d'insectes, parmi lesquels est également représenté le plus grand nombre d'espèces. Cette lumière est particulièrement attractive pour certains groupes d'insectes qui se développent dans l'eau ou bien dans les endroits humides — *Heteroceridae*, *Stenolophus*, *Harpalus* (Coléoptères), *Corixidae* (Hémiptères), *Trichoptera* etc. qui viennent en volant en masse — des milliers d'individus au cours d'une nuit. Après celle-ci, quant à l'attractivité, vient la lumière de néon, qui se situe entre la lumière ordinaire et la lumière ultra-violette. Elle attire également un grand nombre de représentants des groupes susmentionnés d'insectes, mais ce nombre est, tout de même, considérablement moins important que le nombre d'insectes attirés par la lumière ultra-violette. La lumière ordinaire blanche qui occupe le troisième rang — est attractive surtout pour les moustiques (*Culicidae*) et les papillons (*Lepidoptera*). Au cours d'une soirée l'appareil à la lumière blanche attire plus de 20.000 moustiques (le 9 juillet 1959 — 22.520); ce résultat est considérablement plus favorable que celui obtenu au moyen de la lumière ultra-violette qui n'attire qu'un nombre de beaucoup inférieur à celui-ci. La lumière jaune exerce la puissance attractive la plus faible sur les insectes. L'intensité de l'attraction de cette lumière est d'environ 50 p. c. moins grande que celle de la lumière blanche ordinaire.

Les appareils susmentionnés, particulièrement ceux qui utilisent la lumière ultra-violette, ont témoigné leurs excellentes qualités dans la détection des insectes photophiles nuisibles. C'est le cas de *Pectinophora gossypiellea* Saund. qui représente pour la Yougoslavie un ravageur de quarantaine qui fut découvert, grâce à l'application de ces appareils, dans les champs expérimentaux des culture de coton près d'Ulcinj (Littoral Monténégrien). De la présence de ce ravageur, il dépendait si on allait cultiver le coton dans cette partie de notre pays.

Nos recherches ont également démontré qu'au moyen de ces appareils on peut découvrir les espèces nuisibles d'insectes, même en populations rares, et suivre de cette façon la fréquence numérique de ces ravageurs, ce qui est extrêmement important pour les espèces qui apparaissent périodiquement en gradation (exemples *Lymantria dispar* L., *Pyrausta nubilalis* Hb., *Hyponomeuta malinella* Zell., *Noctuidae*, divers Tortricidés etc.).

Une des questions importantes est indubitablement la possibilité d'utiliser ces appareils dans le service de pronostic de la protection des plantes. Quoique l'épreuve expérimentale et le perfectionnement de ces appareils ne soient pas encore terminés, les premiers résultats que nous avons obtenus démontrent que les appareils électriques peuvent également trouver leur place dans ce domaine-ci, surtout dans les centres d'observation. Ainsi, par exemple, en 1959, on a établi, grâce à l'emploi des appareils électriques, la première apparition de quelques ravageurs les plus importants, tels que: *Hyphantria cunea* Drury — le 22 mai, *Pyrausta nubilalis* Hb. — le 11 juin, *Stilpnotia salicis* L. — le 19 juin, *Hyponomeuta malinella* Zell. — le 22 juin, *Argyroplote variegana* Hb. — le 16 mai, etc.

Pour suivre les fluctuations de la densité de population des espèces photophiles particulières, soit qu'il s'agit d'insectes nuisibles, utiles ou indifférents, les appareils électriques ont également montré des qualités positives. Surtout dans les cas où il s'agit d'espèces photophiles par excellence, telles que *L. dispar* L., *P. nubilalis* Hb., *Noctuidae*, moustiques, punaises aquatiques etc. Les résultats que nous obtenons par l'emploi de ces appareils en utilisant les lumières correspondantes, selon la susceptibilité des espèces particulières, peuvent nous servir d'une façon excellente dans les divers domaines de

recherches entomologiques. Si l'on prend en considération que, par exemple, les moustiques et les mouches, qui sont aussi sensibles aux pièges lumineux, causent, soit directement ou indirectement de grands dégâts à l'homme en abîmant les aliments et en transmettant diverses maladies, alors l'emploi des appareils électriques sort même du cadre de la protection des plantes pour trouver un nouveau domaine — la médecine humaine.

L'efficacité de ces appareils s'accroît considérablement si l'on applique, outre les pièges lumineux, en même temps aussi les pièges nutritifs auxquels certaines espèces photophiles sont très sensibles et sont attirées par celles-ci en grand nombre.

Composition de la faune des insectes photophiles

On a établi jusqu'ici un grand nombre d'espèces des insectes qui sont attirés par les pièges lumineux. Elles appartiennent aux divers ordres; Coléoptères, Lépidoptères, Diptères, Hyménoptères, Hémiptères, Homoptères, Orthoptères, Neuroptères, Dermaptères, Ephéméroptères et Trichoptères. La faune totale des insectes, que nous avons établie grâce à l'utilisation des appareils électriques, peut être divisée en trois groupes: le groupe des insectes nuisibles, le groupe des insectes utiles et le groupe des insectes indifférents.

Espèces nuisibles: un nombre considérable d'insectes appartenant à ce groupe sont attirés par les pièges lumineux électriques. La plupart de ces insectes proviennent de l'ordre de Lépidoptères et ensuite de celui de Coléoptères, tandis que ceux appartenant aux autres ordres sont considérablement moins nombreux. Nous ne mentionnerons que quelques espèces plus importantes:

Lépidoptères — *Hyphantria cunea* Drury, *Carpocapsa pomonella* L., *Agrotis segetum* Schiff., *Hyponomeuta malinella* Zell., *Cacaecia rosana* L., *Tortrix viridana* L., *Pyrausta nubilalis*, *Zeuzera pyrina* L., *Lymantria dispar* L., *Stilpnotia salicis* L.; **Coléoptères** — *Rhizotrogus aequinoctialis* Hrbst., *Epicometis hirta* Poda, *Omophlus lepturoides* Fab., *Agriotes lineatus* L., *Rhynchites bacchus* L.; **Orthoptères** — *Gryllus desertus* Pall., *Gryllotalpa gryllotalpa* L. etc.

Toutes les espèces nuisibles mentionnées ci-dessus n'étaient pas attirées également par les appareils. C'est surtout le cas de coléoptères qui venaient en général individuellement. Pourtant, il en est tout autrement des lépidoptères — ils comptaient quelques espèces qui venaient en masse, telles que *Lymantria dispar*, *Pyrausta nubilalis*, *Noctuidae* etc.

Espèces utiles: Elles étaient peu nombreuses, quelques espèces seulement: *Cicindela germanica* L., *Coccinella bipunctata* L., *C. septempunctata* L., *Chylocorus bipustulatus* L., *Chrysopa perla* L. puis quelques représentants de *Tachinidae* (Diptères), *Ichneumonidae*, *Braconidae*, *Chalcididae*, *Syrphidae* (Hyménoptères) etc.

Espèces indifférentes: Le nombre de celles-ci, attirées par les pièges lumineux, était le plus grand. On en a observé jusqu'ici plus de 300 espèces, appartenant à 10 ordres, dont la plupart proviennent de l'ordre de coléoptères, tandis que les autres ordres sont représentés par un nombre considérablement plus restreints d'espèces.

Les données rassemblées jusqu'ici nous permettent d'établir que les insectes photophiles nuisibles sont représentés par 12%, les insectes photophiles utiles par 6%, tandis que le reste de 82% appartenait aux insectes photophiles indifférents.

Au cours d'une année (1959 par exemple) on a ramassé dans un appareil électrique à la lumière ultra-violette environ 200.000 individus appartenant aux diverses espèces d'insectes. Le tableau suivant donne l'ensemble de ces résultats, d'après les mois pour la lumière ultra-violette aussi bien que pour la lumière ordinaire blanche.

Mois	Coleoptera		Lepido- ptera		Diptera		Hymeno- ptera		Hemiptera		Homo- ptera		Ortho- ptera		Neuro- ptera		Derma- ptera		Tricho- ptera		Total	
	blanche	ultra- violette	blanche	ultra- violette	blanche	ultra- violette	blanche	ultra- violette	blanche	ultra- violette	blanche	ultra- violette	blanche	ultra- violette	blanche	ultra- violette	blanche	ultra- violette	blanche	ultra- violette	blanche	ultra- violette
Avril	7	5	12	88	51	1.493	9	2	—	—	1	—	—	2	—	—	—	—	1	3	81	1.593
Mai	209	1.553	535	802	17.776	8.984	25	11	6	58	—	—	—	3	7	1	1	—	48	170	18.607	11.582
Juin	1.834	10.654	685	1.095	27.328	22.042	70	18	1.169	8.024	698	674	—	—	15	—	1	—	208	281	32.008	42.788
Juillet	6.345	35.387	1.798	1.130	36.334	14.703	139	14	1.520	30.386	172	5	—	2	37	—	3	5	662	595	47.010	82.227
Août	1.239	11.372	3.373	3.956	10.305	12.689	140	48	1.072	17.665	240	—	1	2	14	3	8	14	396	640	16.788	46.389
Septemb.	18	7.750	413	717	2.973	3.974	28	8	32	3.499	11	3	—	—	7	10	1	—	33	28	3.516	15.987
Octobre	—	—	5	1	7	13	4	7	1	—	1	—	—	—	5	—	—	—	1	—	24	21
Total	9.652	66.721	6.821	7.789	94.774	63.898	415	108	3.800	59.632	1.123	682	1	9	85	14	14	19	1.349	1.717	118.034	200.587
	76.373		14.610		158.672		523		63.432		1.805		10		99		33		3.066		318.621	

Fig. 3.

Dans ces recherches on a porté une attention particulière à l'influence des facteurs climatiques (température de l'air, humidité, nuages, clair de lune etc.), à l'attractivité des pièges lumineux et à l'arrivée des insectes.

Possibilities of a wider utilization of electrical apparatuses

For the extirpation of noxious insects in the open, the efficaciousness of electrical apparatuses would be quite insignificant, although individual species are attracted in a considerable number. In closed premises, however, these apparatuses can find, in certain cases, a good use, what has been previously expounded.

These apparatuses may find a far wider use in following cases:

a) For following the appearance of various noxious insects and the fluctuation of their population, particularly in fruit- and wine-growing, and in some cases also in agriculture and even in forestry.

b) For detecting the species in a scarce population, which can be very important in some cases, as for instance when it is a question of quarantine pests (cotton moth).

c) For establishing the presence as well as numerical frequency of the Gypsy Moth (*Lymantria dispar* L.), which is particularly important for following the gradation of this pest.

d) For faunistic researches, because by means of these apparatuses can be collected—registered many insect species belonging to various orders, in some cases even very rare species. However, the more susceptible insects suffer considerable injuries through the action of the current and are therefore no more fit for making a collection.

FUNDORTE-GEOGRAPHIE — FAUNEN-GEOGRAPHIE — OEKOLOGIE-FAUNEN

LEO WEIRATHER, Innsbruck

Manuskript zurückgezogen.

SEKTION V

VERHALTEN UND SOZIALE INSEKTEN

SOZIALWIRKSTOFFE BEI TERMITEN¹

M. LÜSCHER

Abteilung für Zoophysiologie, Zoologisches Institut der Universität, Bern

Bei sozialen Insekten spielen Wirkstoffe, die von Individuum zu Individuum übertragen werden, eine wichtige Rolle. Man hat sie vielfach als Sozialwirkstoffe oder Sozialhormone bezeichnet. Interindividuelle Wirkstoffe kommen jedoch auch bei nicht sozialen Tieren vor (Sexuallockstoffe, Schreckstoffe, Territorienmarkierungsstoffe etc.). Gemeinsam mit Dr. P. Karlson (1)² haben wir kürzlich für diese zwischen den Individuen einer Art wirkenden „Botenstoffe“ die Bezeichnung „Pheromone“ vorgeschlagen, da uns mit dem früher viel verwendeten Begriff der Ektohormone (2) der Hormonbegriff allzusehr verwässert schien. Bei Termiten wird die Differenzierung der Kasten zum Teil durch Pheromone gesteuert, die anscheinend oral aufgenommen werden und das Verhalten nicht direkt beeinflussen. Pheromone, die auf Kontaktchemorezeptoren einwirken, dürften bei der sozialen Regulation ebenfalls eine Rolle spielen, da wahrscheinlich von ihnen die Elimination überzähliger Individuen einer Kaste abhängt. Diese Pheromone lösen eine bestimmte Verhaltensreaktion aus. Ein weiteres, das Verhalten beeinflussendes und olfaktorisch wahrgenommenes Pheromon, das dem Anlegen von Duftspuren dient, konnten wir kürzlich gemeinsam mit B. Müller nachweisen.

Pheromone und soziale Regulation

Bei der sozialen Regulation, d. h. bei der Aufrechterhaltung des Gleichgewichtes der Kasten spielen zwei Prozesse eine Rolle, die beide durch Pheromone gesteuert werden können: die Produktion und die Elimination der betreffenden Kaste. Bei *Kaloterms flavicollis* geben die Geschlechtstiere je ein Pheromon ab. Das des Weibchens hemmt die Umwandlung weiblicher Larven in Ersatzgeschlechtstiere. Das männliche Geschlechtstierpheromon hat allein keine Wirkung. Bei Anwesenheit beider Pheromone wird jedoch die Umwandlung aller Larven verhindert. Durch Fixieren von Geschlechtstieren in einer Wand zwischen zwei Kolonien konnte gezeigt werden, daß der Kopf und der vordere Teil des Thorax für die Pheromonabgabe nicht in Frage kommen (3). Durch Lackierungsversuche konnte neuerdings der Abgabort der Pheromone weiter untersucht werden. Da bei Ausfall des weiblichen Pheromons die Ersatzgeschlechtstierproduktion ungehemmt ist, wurden die Lackierungen jeweils nur beim funktionellen Weibchen vorgenommen. Die Überdeckung der Tergiten vom 4. bis 10. Abdominalsegment war wirkungslos. Die bei funktionellen Geschlechtstieren besonders stark ausgebildeten tergitalen Drüsengfelder, die damit außer Funktion gesetzt wurden, kommen also für die Pheromonabgabe nicht in Frage. Da sich auch

¹ Mit Unterstützung des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung.

² Siehe Literaturverzeichnis.

unter den seitlichen Intersegmentalhäuten kleinere epidermale Drüsengfelder befinden, wurden in einer weiteren Versuchsserie auch diese Membranen vom 4. bis 10. Abdominalsegment beidseitig lackiert, wobei die Stigmen der betreffenden Segmente verschlossen wurden. Obschon die Atmung der so behandelten Geschlechtstiere stark beeinträchtigt sein mußte, war auch in diesem Falle die Pheromonabgabe ungestört. Wirkungslos war auch die Lackierung der Sternaldrüsenregion. Ersatzgeschlechtstiere entstanden aber in allen Versuchen, in denen der Anus des funktionellen Weibchens durch eine Lackkappe über dem Hinterende blockiert wurde. Damit wird die schon früher postulierte Hypothese einer Pheromonabgabe mit dem Kot (3) sehr wahrscheinlich. Die Möglichkeit einer Abgabe durch die Geschlechtsöffnung konnte jedoch bisher noch nicht ausgeschlossen werden, da es noch nicht gelungen ist, Anus und Geschlechtsöffnung getrennt zu blockieren.

Die Pheromone der Geschlechtstiere werden durch die Larven oral aufgenommen und mit dem Kot weitergegeben (4). Wahrscheinlich produzieren die Larven ihrerseits Pheromone, die schließlich die hemmende Wirkung auf die Determination der Ersatzgeschlechtstiere ausüben.

Die Elimination überzähliger Geschlechtstiere scheint von anderen Pheromonen abhängig zu sein, die von den Geschlechtstieren durch die Cuticula abgegeben werden und die die Larven durch Kontaktchemorezeption wahrnehmen. Eine Eliminationstendenz stellt sich nur dann ein, wenn die Larven mindestens zwei Geschlechtstiere des gleichen Geschlechts durch direkten Antennenkontakt wahrnehmen können (5).

Es ist nicht ausgeschlossen, daß auch bei der Soldatenentstehung Pheromone eine Rolle spielen. Es konnte gezeigt werden, daß die Soldatendifferenzierung durch das gonadotrope Hormon der Corpora allata ausgelöst wird (6). Es ist möglich, daß gonadotropes Hormon von jungen Imagines mit dem Kot ausgeschieden wird und so in diesem Falle als Pheromon wirkt. Dafür spricht die massenhafte Produktion von Soldaten kurz vor dem Ausschwärmen der Imagines in den Naturkolonien. Die Möglichkeit ist jedoch noch nicht experimentell geprüft worden.

Pheromone und Spurbildung

Obschon Termiten normalerweise ihre Wohnstätten, Galerien und gedeckten Laufgänge nicht verlassen, können sie wirksame Duftspuren anlegen. So wird bei *Reticulitermes lucifugus* ein bestimmter Weg nach vielfachem Begehen derart „gespurt“, daß ihm die Termiten ohne Zögern folgen (7). Wir haben die Spurbildung bei der nordamerikanischen Termitenart *Zootermopsis nevadensis* (Hagen) untersucht, nachdem sich in Vorversuchen gezeigt hatte, daß eine sich auf dem Rückweg von einer entdeckten Futterquelle zum Nest befindliche Larve eine Spur anlegt, der die im Nest alarmierten Termiten meist mit großer Präzision folgen.

Die Versuchsanordnung bestand aus einer gedeckten Laufläche von 7 cm Breite und 9,5 cm Länge. Auf beiden Seiten konnten gleichartige, durch einen Schieber verschließbare Flachnestchen von $1,5 \times 7$ cm Innenmaß angesetzt werden. In einem dieser Nestchen wurde jeweils eine Gruppe von 6—10 Termiten (meist Larven) angesiedelt und vor jedem Versuch während 2 Tagen hungern gelassen. Das andere Nestchen enthielt etwas feuchtes Sägemehl, das über die Laufläche erreicht werden konnte. Die Termiten gehen zunächst nur zögernd und unter oftmaligem Umkehren auf die Laufläche. Oft vergehen Stunden, bis die erste Termite das Futter gefunden hat. In der Regel nimmt sie dann einen Brocken Futter zwischen die Mandibeln und kehrt damit in das Nest zurück. Im Nest werden die anderen Termiten alarmiert. Sie beginnen sofort zu suchen, wobei sie meist sehr genau dem Weg folgen, den die erste Termite bei der Rückkehr eingeschlagen hat. 1½ bis 10 Minuten nach der Entdeckung der

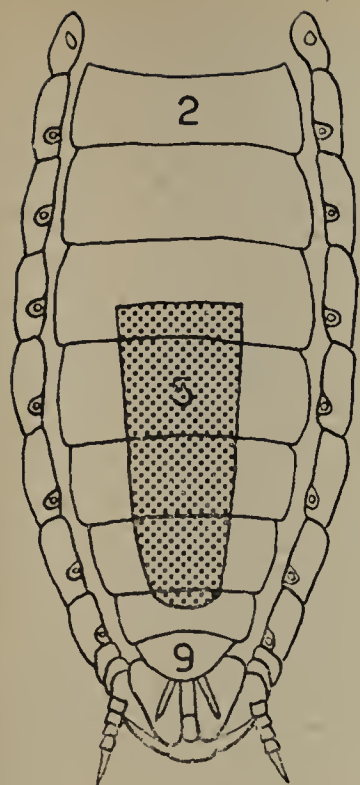


Abb. 1.

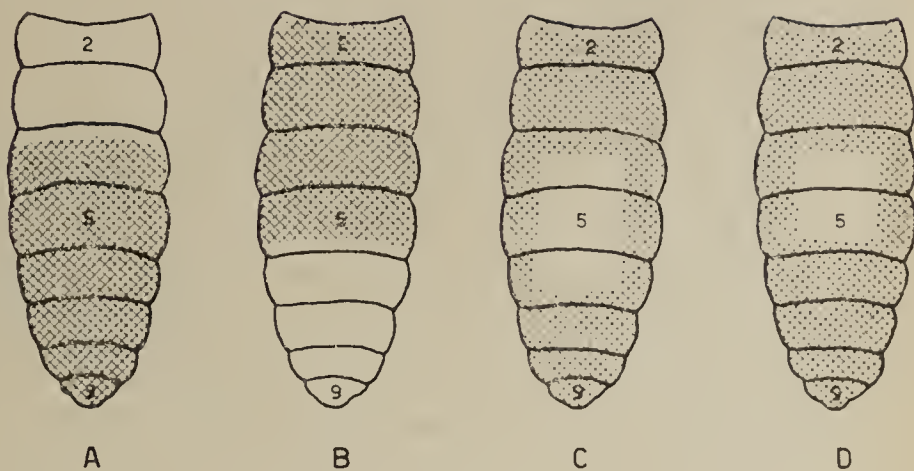


Abb. 2.

Abb. 1. Ventralseite des Abdomens einer männlichen Larve von *Zootermopsis nevadensis*. Punktiert: der beim Anlegen der Spur die Unterlage berührende Bereich.

Abb. 2. Partielle Lackierung der Abdominalsterniten. Bei Versuchen A und B war das Anlegen einer Spur unmöglich. Bei C und D konnten wirksame Spuren erzeugt werden.

Futterquelle befinden sich meist alle Termiten am Futter. Es ist damit sowohl eine Alarmierung der Nestgenossen als auch das Anlegen einer wirksamen Spur nachgewiesen.

Wir haben zuerst versucht, künstliche Spuren anzulegen, und zwar mit Wasser, Holzextrakten, Termitenspeichel, festem und flüssigem Termitenkot sowie mit Homogenaten aus ganzen Termiten. Nur die mit Homogenaten hergestellten Spuren zeigten eine ganz schwache Wirkung, sofern sie ganz eingetrocknet waren. Alle feuchten Spuren waren sogar eher abschreckend.

Wir haben dann auf Glasplatten spurende Termiten von unten beobachtet und festgestellt, daß die mittleren Teile der Sterniten 4—8 auf die Unterlage aufgepreßt werden (Abb. 1). Wir haben deshalb versucht, Spuren durch Bestreichen der Lauf- fläche mit ausgeschnittener ventraler Abdomenwand anzulegen. Als Kontrolle wurden entsprechende Spuren mit dem Integument der Dorsalseite angelegt. Während die letzteren von den Termiten nicht beachtet wurden, folgten sie meist sehr gut der mit ventraler Abdomenwand hergestellten künstlichen Spur.

Um den spurenbildenden Bereich des ventralen Integumentes genauer abzugrenzen, wurden dann die Abdomina der Versuchstermiten auf der Ventralseite partiell lackiert (Abb. 2). Diese Termiten konnten nur dann eine wirksame Spur anlegen, wenn der Hinterrand des 4. Abdominalsternites in der Mitte unbedeckt war (Abb. 2, C, D). An dieser Stelle dürfte das Sekret einer Drüse austreten, die als Verdickung der Epidermis unter dem vorderen Teil des 5. Sternites liegt und die von Holmgren als Ventraldrüse (8), von Grassé als Sternaldrüse (9) beschrieben wurde. Da unter Ventraldrüse heute meist ein innersekretorisches, wahrscheinlich der Prothorakaldrüse homologes Organ verstanden wird, ziehen wir den Begriff der Sternaldrüse vor.

Die Sternaldrüse wird normalerweise vollständig von der durch den 4. Sterniten gebildeten Hautfalte überdeckt. Sie besteht aus zwei Zelltypen: aus hohen zylindrischen, kleinkernigen Zellen, die von Fibrillen durchzogen sind, die sich zwischen der Basalmembran und der Cuticula ausspannen und aus zwischen den Zylinderzellen eingestreuten rundlicheren, großkernigen, meist große Vakuolen enthaltenden Zellen. Es

konnten keine Ausführungsgänge festgestellt werden. Es ist deshalb anzunehmen, daß das Drüsensekret lipoidlöslich ist und vielleicht in Wachs gelöst durch die Cuticula ausgeschieden wird. Bei den meisten untersuchten Termiten befanden sich in der über der Drüse liegenden Hautfalte kleine Nematoden, die in keiner der anderen abdominalen Hautfalten festgestellt werden konnten. Möglicherweise ernähren sich diese Nematoden vom Drüsensekret.

Um nachzuweisen, daß die Sternaldrüse das spurbildende Sekret produziert, haben wir die diese Drüse enthaltenen Integumentbereiche ausgeschnitten, in Äther homogenisiert und zentrifugiert. Mit der überstehenden, klaren Flüssigkeit ließen sich künstliche Spuren anlegen, die ebenso wirksam und haltbar waren wie die natürlichen. Die Termiten reagieren auch auf einen in den Ätherextrakt getauchten Glasstab sofort und lassen sich damit führen. Entsprechend hergestellte Extrakte aus dorsalen Integumentbereichen waren ganz wirkungslos. Wir glauben, damit den Beweis erbracht zu haben, daß die Sternaldrüse, die bei allen daraufhin untersuchten Termitenarten und bei allen Kasten vorkommt und deren Funktion bisher unbekannt war, das spurbildende Pheromon produziert. Die wirksame Komponente des Sekretes ist hitzestabil. Auch ein während 15 Minuten auf 100°C erhitzter Extrakt ist wirksam.

Eine Spur wird auch verfolgt, wenn sie von den Termiten nicht mit den Tarsen oder Antennen berührt werden kann. Das Spurpheromon muß also ein Duftstoff sein, der vermutlich mit den Antennen wahrgenommen wird. Während des Verfolgens der Spur schwenken die Termiten ihre Antennen alternierend nach beiden Seiten.

Das Spurpheromon ist nicht koloniespezifisch. Es ist jedoch artspezifisch. Ein aus Sternaldrüsen von *Kaloterme*s hergestellter Ätherextrakt wirkt auf *Zootermopsis* sogar etwas abschreckend.

*Kaloterme*s *flavicollis* reagiert nicht so gut auf die aus Extrakt arteigener Sternaldrüsen hergestellten Spuren wie *Zootermopsis*. Die Spurbildung scheint also nicht bei allen Termitenarten die gleiche Bedeutung zu haben. Dies kann mit der verschiedenen Lebensweise der Arten in Zusammenhang gebracht werden. Die individuenreichen *Zootermopsis*-Kolonien sind sicher öfter darauf angewiesen, neue Nahrungsquellen aufzusuchen.

L I T E R A T U R

- (1) P. KARLSON u. M. LÜSCHER, 1959: Naturwiss. 46, 63. — (2) A. BETHE, 1932: Naturwiss. 20, 177. — (3) M. LÜSCHER, 1956: Ins. Soc. 3, 119. — (4) M. LÜSCHER, 1956: Rev. Suisse Zool. 63, 261. — (5) M. LÜSCHER, 1952: Z. vergl. Physiol. 34, 123. — (6) M. LÜSCHER u. A. SPRINGHETTI, 1960: J. Ins. Physiol. 5, 190. — (7) W. GOETSCH, 1940: Vergleichende Biologie der Insektenstaaten (Leipzig). — (8) N. HOLMGREN, 1909: K. svenska Vetensk. Akad. Handl. 44, No. 3. — (9) P. P. GRASSE, 1949: Ordre des Isoptères ou termites. Traité de Zoologie 9, 408 (Paris).

D I S K U S S I O N

- G. SCHMIDT: Haben Sie bereits eine Vorstellung von der chemischen Struktur dieser Pheromene? Eigentliche Fettstoffe kommen wohl nicht in Frage?
M. LÜSCHER: Es könnte ein niedriger Alkohol sein.

LE CYCLE SAISONNIER CHEZ LES TERMITES

CH. NOIROT

Centre d'Enseignement Supérieur d'Abidjan (Cote d'Ivoire)

La manifestation la plus visible du cycle est l'essaimage, dont la date est souvent une caractéristique de l'espèce pour une région donnée. Mais bien d'autres aspects du développement de la société subissent des fluctuations saisonnières, et nous voulons insister ici sur celles qui sont en rapport avec le polymorphisme, et dont l'importance a été déjà vue par bien des auteurs, notamment Grassi et Sandias (1893), Bathellier (1927), Weesner (1953), Noirot (1955).

I. Termites vivant sous des climats à hiver bien marqué

A. Nous avons particulièrement étudié *Calotermes flavicollis* dans la région de Banyuls-sur-Mer (France) (Grassé, Noirot, Verron). L'essaimage a lieu en automne, généralement au début d'Octobre, et la colonie subit en hiver un arrêt complet du développement, bien que l'activité des Insectes ne soit pas complètement suspendue. De la fin de Novembre à la fin d'Avril, on n'observe aucun individu en mue, le développement embryonnaire des œufs est arrêté, la colonie ne contient aucune larve des stades I et II, la ponte cesse complètement.

L'étude histologique montre que les gonades du roi et de la reine subissent une involution remarquable. Chez le roi, les cystes de la partie inférieure des tubes testiculaires dégénèrent en masse, et les vésicules séminales, qui ne contiennent aucun spermatozoïde, sont bourrées de débris de spermatocytes en pycnose¹. Chez les reines, les ovaires ont un volume considérablement réduit et les plus gros ovocytes ne dépassent pas 300 μ de longueur (alors que l'œuf mesure environ 1 mm). L'abdomen de la reine reste dilaté, car le tissu adipeux se développe, et remplit l'espace laissé vide par la réduction de volume des ovaires; ce tissu adipeux est très compact, par surcharge de substances de réserves probablement protéiques.

La mue imaginale a lieu en Aout, mais les nymphes qui la subissent ont, pour la plupart, atteint le dernier stade (à longs fourreaux alaires) à l'automne précédent. La formation des soldats ne se produit que de Juillet à septembre, et atteint son maximum juste avant et juste après la mue imaginale.

Chez ce Termite primitif, la différenciation des castes est donc fortement marquée par le cycle saisonnier.

Ce cycle est essentiellement réglé par la température, comme le montrent les élevages au laboratoire. Il est possible que suivant les localités il subisse d'importantes variations: Grassi et Sandias (1893) signalent notamment un arrêt de la ponte en été dans la région de Catania (Italie).

B. L'arrêt du développement hivernal s'observe également chez des Termites désertiques: *Anacanthotermes ochraceus* du Sahara (Clement, 1954 et observations inédites), *Tenuirostritermes tenuirostris* de l'Arizona (Weesner, 1953), mais il n'est pas possible de généraliser, car les *Hodotermes* et *Trinervitermes* d'Afrique du Sud ne montrent pas cet arrêt hivernal, bien que leur cycle soit des plus nets (Coaton, 1948, 1958).

Chez les familles autres que les *Calotermitidae*, où la séparation des lignées conduisant aux neutres ou aux sexués se produit à un stade très précoce du développement post-embryonnaire, les nymphes de sexués peuvent n'apparaître qu'à une certaine saison (*Anacanthotermes*, *Tenuirostritermes*), mais les documents sont trop rares pour nous permettre de généraliser.

¹ Les images de dégénérescence s'observent en toute saison (Jucci, 1924) mais en dehors de la période hivernale n'intéressent qu'un petit nombre de cystes, les autres subissant une évolution normale.

II. Régions tropicales et équatoriales

Les documents concernent surtout les régions tropicales humides, où le cycle des saisons est marqué par le régime des pluies, alors que la température varie peu au cours de l'année.

Dans ces conditions, les *Calotermitidae* paraissent avoir un cycle beaucoup moins régulier; pour autant qu'on le sache, il n'y a pas d'arrêt de la ponte ni du développement, et l'apparition des imagos ailés s'étale sur une longue période, ainsi que l'indiquent les données de Buchholtz (cité par Sjöstedt, 1926) au Cameroun, et nos propres observations en Côte d'Ivoire, sur *Cryptotermes havilandi*. Il ressort des résultats de Kalshoven (1930) sur *Neotermes tectonae* à Java, que si l'essaimage se produit d'Octobre à Décembre, des ailés peuvent être trouvés dans les nids pendant presque toute l'année.

Sous les mêmes climats, les Termites supérieurs (*Termitidae*) ont un cycle beaucoup plus marqué, déjà bien mis en évidence par Bathellier (1927) sur les espèces indichinoises.

Voici un résumé de nos propres observations sur *Cubitermes fungifaber*² dans les forêts de Côte d'Ivoire. Aux environs d'Abidjan, les larves se développent pendant la plus grande partie de l'année en ouvriers ou soldats, mais après la saison des pluies, en Novembre, apparaissent les jeunes nymphes de sexués, dont le développement se poursuit pendant la saison sèche jusqu'à la mue imaginale qui se produit en Avril; l'essaimage a lieu au début de la grande saison des pluies (fin Mai-début Juin).

De nombreuses espèces, vivant dans les forêts de Basse Côte d'Ivoire, présentent un cycle tout à fait analogue (nous l'avons vérifié avec précision pour *Noditermes curvatus*, *Thoracotermes brevinotus*, notamment), mais d'autres, vivant dans le même biotope, peuvent avoir un cycle différent (*Anoplotermes* sp.). Il y a plus: *Cubitermes fungifaber*, dans la région d'Aboisso, c'est à dire 100 km à l'Est d'Abidjan, présente un cycle tout aussi net, mais décalé de 4 mois par rapport au précédent (apparition des jeunes nymphes en Mars c'est à dire vers la fin de la saison sèche), bien que les conditions climatiques soient tout à fait analogues. Enfin, certaines espèces présentent peut être deux générations d'imagos par an (par exemple, *Microcerotermes parvus* au Tanganyika d'après Kemp, 1955).

Nous connaissons très mal la biologie des Termites dans les steppes tropicales ou subtropicales, où l'on peut s'attendre à trouver un cycle extrêmement marqué, puisque d'importantes variations de température se conjuguent avec un régime des pluies très tranché. Dans la zone équatoriale, en revanche, les saisons sont peu marquées; malgré la pauvreté de nos informations, il semble que beaucoup de Termites présentent néanmoins un cycle saisonnier, mais moins rigoureux qu'en climat tropical (voir notamment les observations de Williams, 1959, sur les *Cubitermes* de l'Uganda).

Les différents aspects du cycle brièvement passés en revue n'ont pas tous la même signification. L'arrêt du développement hivernal paraît une réponse assez banale à l'abaissement de la température, mais les variations du polymorphisme au cours des saisons relèvent des phénomènes beaucoup plus complexes qui, s'ils étaient élucidés, nous donneraient sans doute la clef de la formation de castes chez les Isoptères, et permettraient d'éclairer le déterminisme si obscur de la séparation des lignées neutres et sexuées chez les Termites supérieurs.

² Nous tenons à remercier le Professeur A. E. Emerson qui a bien voulu déterminer cette espèce, et confirmer l'identité des échantillons recueillis dans les deux régions étudiées.

BIBLIOGRAPHIE

BATHELLIER, J., 1927: Contribution à l'étude systématique et biologique des Termites de l'Indo-Chine. Faune des colonies françaises, I. — CLEMENT, G., 1954: Contribution à l'étude de la biologie d'*Anacanthotermes ochraceus* Burm. Insectes Soc., I, p. 194—198. —

COATON, W. G. H., 1948: Trinervitermes species. The snouted harvester termites. U. S. Afr. Dept. Agric., Bull. N° 261, 19 p. — COATON, W. G. H., 1958: The hodotermid harvester Termites of South Africa. U. S. Afr. Dept. Agric., Science Bull., N° 375, 112 p. — GRASSÉ, P.-P., NOIROT, Ch., VERRON, H.: Le cycle saisonnier des sociétés de *Calotermes flavicollis* (Sous presses). — GRASSI, B., et SANDIAS, A., 1893: Costituzione e sviluppo della Società dei Termitidi. Atti Acc. Gioen., 6 et 7, pp. 1—150. — JUCCI, C., 1924. Su la differenziazione de le caste ne la società dei Termitidi. I. Neotenici. Mem. R. Acad. Naz. Lincei (5), 14, pp. 269—500. — KALSHOVEN, L. G. E., 1930: De biologie van de Djatermiet (*Kalotermes tectonae* Damm.) in verband met zijn bestrijding. Meded. Inst. Plantenz. Wageningen, 7, pp. 1—154. — KEMP, P. B., 1955: The Termites of North-Eastern Tanganyika: their distribution and biology. Bull. Entomol. Res., 46, pp. 113—135. — NOIROT, CH., 1955: Recherches sur le polymorphisme des Termites supérieurs (Termitidae). Ann. Sci. Nat., Zool., 17, p. 399—595. — SJÖSTEDT, Y., 1926: Revision der Termiten Afrikas. K. Svensk. Vet. Akad. Handl. (3), 3, p. 1—419. — WEESNER, F. M., 1953: The biology of *Tenuirostritermes tenuirostris* (Desneux) with emphasis on caste development. Univ. Calif. Publ. Zool., 57, pp. 251—302. — WILLIAMS, R. M. C., 1959: Flight and colony foundation in two *Cubitermes* species (Isoptera: Termitidae). Insectes Soc., 6, p. 203—218.

SOCIAL BEHAVIOUR AND COMPARATIVE ENDOCRINOLOGY IN SOCIAL INSECTS

C. JUCCI

Manuskript nicht eingelangt.

RUDIMENTARY SOCIAL BEHAVIOUR IN CRICKETS

RICHARD D. ALEXANDER

Museum of Zoology and Department of Zoology University of Michigan,
Ann Arbor, Michigan, USA

Manuskript nicht eingelangt.

SUMMARY

Social behavior in insects has apparently evolved from two kinds of beginnings: (1) An initial aggregation of individuals of the same generation and (2) an initial extension of parent-offspring relationships. Each of these is eventually followed by the other if social behavior continues to become elaborated. The second of the above beginnings seems frequently associated with the isolation of breeding pairs, as now occurs, for example, in ants and termites. This paper presents the thesis that the development of territoriality in crickets, the eventual attachment of the female to the burrow begun by the male (and to which she has been attracted by his song), and subsequent individuation of responses of the adults to construction materials, food particles, eggs, and young nymphs, represents the beginning of social behavior. The development of additional communicative signals is also involved.

ÜBER DIE ZAHL DER INDIVIDUEN IN DEN NESTERN DER HALBSOZIALEN BIENE *HALICTUS CALCEATUS* SCOP. UND VERWANDTEN IN DER ERSTEN GENERATION

D. A. VLEUGEL, Den Haag, Niederlande

Nachdem ich im Dezember 1942 evakuiert wurde, entdeckte ich im April des folgenden Jahres eine kleine Kolonie von *Halictus calceatus* im Garten des neuen Hauses. Ich untersuchte das Verhalten der Bienen bis in den Sommer 1944, als die Kolonie wieder verlassen war. Teilweise wurden die Bienen farbig markiert. Weil ich hauptsächlich ornithologisch tätig bin, ist erst jetzt die Literatur durchgearbeitet und sind auch die Protokolle jedes Nestes der ersten Generation nicht früher ausgefertigt worden.

Die Zahl der Weibchen pro Nest bei *Halictus calceatus*

Bei dieser Art sind wie bei fast allen *Halictus*-Arten im Frühjahr keine ♂♂ anwesend. In der zweiten Dekade von April sah ich die ersten Nestlöcher. Auf einer Karte markierte ich ab 18. April die Nester und gab ihnen eine Nummer.

Fabre (1903) berichtet, daß in einer von ihm untersuchten Kolonie von *Halictus calceatus* die Nester der ersten Generation immer 5—6 ♀♀ enthielten. Legewie (1923) teilte mit, daß *H. malachurus* in der Frühjahrsgeneration einsiedlerisch lebt. Nach Stöckhert (1923) und Noll (1931) ist es bei *H. malachurus* so, daß man bei der Frühjahrsgeneration zumeist in einem Nest nur ein ♀ findet. Seltener benützen zwei bis drei denselben Nesteingang.

Bei *Hal. calceatus* enthielten nur einige der 16 untersuchten Nester mehr als ein Weibchen. Schon am 18. April sah ich im Nest 10 ein zweites ♀. Einen Monat später war in diesem Nest ein drittes ♀. Unbekannt ist aber, ob hier vom Anfang an ein drittes ♀ war. Wahrscheinlich war in diesem Nest sogar ein viertes. Auch Nest 7 enthielt schon am 18. April zwei ♀♀. Im Nest 11 sah ich erst am 16. Mai ein zweites ♀. Die anderen Nester enthielten im Anfang und später nur ein ♀. Zwei Nester, 10 A und 14, die später errichtet wurden, enthielten auch zwei ♀♀.

Daß Fabre soviel mehr Weibchen pro Nest antraf, hat wahrscheinlich als Ursache, daß es eine alte Kolonie betraf. Die kleine Kolonie in meinem Garten war wahrscheinlich neu entstanden, jedenfalls ziemlich neu.

Die Zahl der Weibchen

in der ersten Generation pro Nest bei *Halictus* und anderen Halictiden

Bei der Untersuchung der soziologischen Entwicklung der Nester der Halictiden ist es vielleicht wichtig, zu wissen, wieviel ♀♀ in den Nestern der ersten Generation der verschiedenen Halictiden anwesend sind. Aus diesem Grunde haben wir dies in der Literatur festgestellt. Die solitären Arten haben wir außer Acht gelassen. Die genannten südamerikanischen Arten sind alle von Michener und Mitarbeitern untersucht worden.

A. Jedes Nest enthält nur ein ♀.

Dies ist der Fall bei *H. marginatus* in Frankreich, *H. scabiosae* in Frankreich, *H. malachurus* in Deutschland und Italien, *H. duplex* in Japan.

Bei den australischen Arten *H. dimorphus*, *cyclurus* und *demissus* gründet ein ♀ im Sommer und nicht im Frühjahr ein neues Nest, während die unbefruchteten Weibchen im Frühjahr in größerer Zahl aus einem Nestgang kommen (Rayment 1955).

Weiters die südamerikanischen Arten *Augochlora morrae*, *Augochlorella michaelis*, *Habrolictus conaliculatus*, *Augochloropsis cleopatra*, *Chloralictus rhytidophorus*, *opacus* und *guarunae*.

B. Jedes Nest enthält 1 ♀ oder 2 ♀♀.

Nur bei südamerikanischen Arten: *Paroxystoglossa jocasta*, *andromache* und *spiloptera*, *Neocorynura polybiodes*. Zu bemerken ist, daß die allermeisten Nester nur ein ♀ enthielten.

C. Jedes Nest enthält 1 oder mehr ♀♀.

Nach Stöckhert (1923) war dies der Fall bei *H. malachurus* (nicht mehr als drei). Weiters bei den südamerikanischen Arten *Augochlora semiramis*, *Paraxystoglossa spiloptera*, *Augochloropsis diversipennis*, *iris*, *humeralis* und *ignita*.

D. Jedes Nest enthält immer mehr als 1 ♀.

Das Nest der südamerikanischen Art *Chloralictus rhytidophorus* enthielt im Durchschnitt 2 ♀♀, aber nur im Überwinterungsnest. Auch in den USA enthielten die Nester einer Art im Durchschnitt 2 ♀♀, *Lasioglossum* (*Chloralictus*) *stultum* (Michener 1956), während bei der südamerikanischen Art *Caenogochlora curticeps* im Durchschnitt 3 ♀♀ im Nest sind.

Im Durchschnitt 5 oder 6 ♀♀ pro Nest fand Fabre bei *Halictus calceatus* in einer alten Kolonie in Frankreich.

Im Durchschnitt 8 ♀♀ pro Nest wurden von Michener bei der südamerikanischen Art *Pseudogapostemon divaricatus* gefunden.

Im Durchschnitt 10 ♀♀ pro Nest enthielten die Nester der südamerikanischen Art *Pseudogapostemon mutabilis*.

Weil bei den meisten Arten nur sehr wenig Nester untersucht worden sind, ist vieles über die Zahl der Individuen in der ersten Generation noch zu klären.

Bei den mehr oder weniger tropischen Arten *Augochloropsis brachycephala*, *Augochlorodes turrifasciens*, *Chloralictus seabrai* und *Paroxystoglossa seabrai* fanden Michener und Seabra (1959) 1 bis 3 oder 4 ♀♀ in den Nestern. Diese Arten sind aber in Brasilien auch im Winter einigermaßen aktiv, sodaß eine erste Generation nicht festgestellt wurde.

Wechsel der ♀♀ zwischen Nestern bei *Halictus calceatus*

Umsiedlung von Halictinen nach anderen Nestern wurde bis jetzt nicht mitgeteilt. Wohl beobachtete Michener, daß bei *Augochloropsis sparsilis* und *diversipennis* und wahrscheinlich auch bei *Chloralictus Rhytidophorus* später neue Nester errichtet wurden. Weil ich den Weibchen und Nestern eine Nummer gegeben hatte, die Weibchen zum Teil auch markierte, konnte ich eine Umsiedlung bei den folgenden Individuen registrieren.

Nest 14 war am 12. Mai neu errichtet worden. Es ist mir unbekannt von welcher Biene. Zwei Tage später enthielt dieses Nest 2 ♀♀. Die zweite Biene bewohnte früher das Nest 10, sie war gelb markiert.

Am 16. Mai wurde ein neues Nest gebaut, Nr. 15. Diese Biene ist wahrscheinlich kurz nachher gestorben, das Nest ist nicht mehr geöffnet worden. Woher die Biene stammte, ist unbekannt. Es ist möglich, daß sie erst kurz flog. Dies wäre aber spät, einen Monat nach dem allgemeinen Flugbeginn. Nach Fabre fliegt die Art erst im Mai. Diese Angabe erscheint mir zu spät.

Merkwürdig war die Geschichte des Nestes 10 und deren Insassen. Dieses Nest enthielt vom Anfang an (18. April) wenigstens 2 Bienen. Erst am 19. Mai wurde mit Sicherheit ein drittes ♀ festgestellt. Es ist aber wahrscheinlich, daß dieses ♀ aus Nest 8 stammte. Nest 8 war ja am 18. Mai noch besetzt, ab 19. Mai aber nicht mehr. Es wurde offen gelassen, während besetzte Nester immer von innen aus geschlossen werden, meistens am Nachmittag. Am 10. Juni wurde Nest 10 anscheinend unbewohnbar

durch Ameisen (*Lasius niger*), die schon einige Zeit in das Nest einzudringen versuchten. In einer Entfernung von 20 cm wurde ein neues Nest gegraben, Nr. 10 A.

Dieses neue Nest enthielt wahrscheinlich vom Anfang an 2 ♀♀, es wurde wenigstens eine Wärterin festgestellt. Die dritte Biene des verlassenen Nestes 10 errichtete ein neues Nest, Nr. 16, am 11. Juni.

Das Nest 10 A wurde aufs neue von Ameisen angegriffen und am 25. 6. verlassen. Am 26. Juni wurde wieder ein neues Nest gegraben, 40 cm weiter, Nr. 10 B. Dieses Nest enthielt am 4. Juli ein zweites ♀. Es ist aber wahrscheinlich, daß dies ein ♀ der zweiten Generation war. Die ersten ♀♀ der zweiten Generation wurden ja am 30. Juni zum ersten Mal festgestellt. Jedenfalls stammte diese Biene dann aus einem anderen Nest, weil 10 B nur eine Woche alt war.

Nest 13 wurde am 12. Mai neu gebaut. Wahrscheinlich stammte das ♀ aus Nest 4, das auch von Ameisen unbrauchbar gemacht worden war. Es war an einem warmen Tag, nach einer Schlechtwetterperiode. Die Biene flog erst einige Zeit in der Kolonie umher. Nestlöcher wurden untersucht, hier und da wurde gegraben, sie grub sich sogar dann und wann ganz ein. Am Ende entschloß sie sich für Neststelle 13.

Wie man sieht, waren fast immer Ameisen die Ursache, daß umgesiedelt wurde nach einem bestehenden oder neuen Nest. Nur am 4. Juli war dies bei Nest 10 B nicht der Fall. Auch Nest 9 wurde wahrscheinlich aus einem anderen Grunde verlassen, weil ich in dieses keine Ameisen gehen sah.

Obschon wir hier nicht über die Sammeltätigkeit der Bienen sprechen können, ist zu bemerken, daß diese nach Umsiedlung wieder aufleben kann. So wurde in Nest 10 seit 22. Mai kein Pollen mehr gesammelt, soweit ich beobachten konnte. Nach Umsiedlung am 10. Juni flog am 18. Juni wieder ein ♀ mit Pollen ein. Dies war nach einer Schlechtwetterperiode in das Nest 10 A.

Vielleicht ist dies zu vergleichen mit dem Nachgelege bei Vögeln. Bei Vögeln mit einer Brut wird wieder gebaut und gebrütet, wenn die Brut zerstört wurde.

L I T E R A T U R

- BONELLI, B., 1948: Osservazioni sull' *Halictus malachurus* K. Boll. dell'Istit. Ent. della Univ. di Bologna, 17, p. 22—42. — FABRE, J. H., 1903: Souvenirs Entomologiques, 8e série, 379 pp., Paris. — LEGEWIE, H., 1925: Zur Theorie der Staatenbildung, I. Teil. Die Biologie der Furchenbiene *Halictus malachurus* K. Z. Morph. Ökol. Tiere, 3, p. 619—684. — MAIDL, F., 1934: Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten, 823 pp., Wien. — MICHENER, C. D., 1956 (1958): The Evolution of Social Behavior in Bees. Proc. Tenth. Int. Congr. Ent., Montrael, Vol. 2, p. 441—447. — MICHENER, C. D. & LANGE, R. B., 1958—59: Observations on the Behaviour of Brazilian Halictid Bees (Hymenoptera, Apoidea). I. Pseudogapostemon. Ann. Ent. Soc. America, 51, p. 155 to 164. — II. Paroxystoglossa Jocasta. Journ. Kansas Ent. Soc., 31, p. 129—138. — III. Univ. of Kansas Science Bull., 39, p. 473—505. — IV. Augochloropsis, with Notes on Extralimital Forms. Novitates Amer. Mus., 39, p. 207—217. — V. Chloralictus. Ins. Sociaux, 5, p. 379—407. — MICHENER & SEABRA, C. A. C., 1959: Observations on the Behaviour of Brazilian Halictid Bees. VI. Tropical Species. Journ. Kansas Ent. Soc., 32, p. 19—28. — NOLL, J., 1931: Untersuchungen über die Zeugung und Staatenbildung des *Halictus malachurus* Kirby. Z. Morph. Ökol. Tiere, 23, p. 285—368. — PLATEAUX-QUENU, C., 1959: Un nouveau type de Société d'Insectes: *Halictus marginatus* Brullé (Hym., Apoidea). Année Biologique, 35, p. 325—444. — QUENU, C., 1957: Sur les femelles d'été de *Halictus scabiosae* Rossi. C. R. Ac. Sci., 244, p. 1073—76. — RAYMENT, T., 1955: Dimorphism and Parthenogenesis in Halictine Bees. Austral. Zoologist, 12, p. 142—153. — SAKAGAMI, H. & HAYASHIDA, K., 1958: Biology of the primitive social bee *Halictus duplex* Dalla Torre. I. Preliminary report on the general life history. Annot. Zool. Japon., 31, p. 151—156. — STÖCKHERT, E., 1923: Über Entwicklung und Lebensweise der Bienengattung *Halictus* Latr. und ihrer Schmarotzer. Die Biologie der Gattung *Halictus* Latr. Konowia, 2, p. 48—64, 145—165, 216—247.

DIE PHYSIOLOGISCHE BEDEUTUNG DER PUPPENKOKONS VON AMEISEN

GERHARD SCHMIDT

Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg

Von unseren einheimischen Ameisenarten spinnen die Larven der Schuppenameisen (Camponotinae) und Stachelameisen (Ponerinae) in der Regel vor der Verpuppung einen Kokon, innerhalb dessen die Metamorphose vollzogen wird. Bei den Myrmicinen und Dolichoderinen fehlt dieser Puppenkokon. Phylogenetisch gesehen finden wir demnach bei den angeblich ältesten und jüngsten Ameisenunterfamilien Gespinste, deren Bedeutung bisher völlig ungeklärt ist. Für den Verlauf einer normalen Imaginalentwicklung sind die Kokons sicherlich von geringer Bedeutung, denn in sehr warmen und trockenen Gebieten unterbleibt häufig auch bei den Schuppenameisen die Kokonbildung, ohne daß die Entwicklung gestört wird. Dieses läßt sich am häufigsten bei *Serviformica*-Arten, wie auch bei *Raptiformica sanguinea* Latr. beobachten; aber auch bei den hügelbauenden Waldameisen kommen solche „Nacktpuppen“ vor. Die Ursache, die den Spinnvorgang verhindert, ist unbekannt. Wichtig ist, daß zur Zeit des Einspinnens der Larven hohe Temperaturen und damit im allgemeinen gekoppelte geringe relative Luftfeuchtigkeiten herrschen. Experimentelle Untersuchungen stehen bisher aus.

Die Frage nach dem Spinnmechanismus und der Bildung des Puppenkokons dagegen konnte wenigstens bei Waldameisen geklärt werden (Schmidt i. Vorb.). Hier kann jedoch nur eine kurze Zusammenfassung der an anderer Stelle ausführlich wiedergegebenen Ergebnisse gebracht werden, soweit sie für die Beurteilung der physiologischen Daten von Wichtigkeit sind.

Die Labialdrüsen der Larven von *Formica* produzieren besonders im Laufe des letzten Larvenstadiums ein Spinnsekret, das am Ende der Larvenphase bei *Formica polyctena* Foerst. durch drei Spinndrüsen in feinen Fäden heraustritt, die zu einem engmaschigen Kokon versponnen und verklebt werden. Die sehr unterschiedliche Dicke der Gespinstfäden kommt im wesentlichen so zustande, daß mehr oder weniger sog. Primärfäden miteinander verklebt werden. Das Gespinst stellt ein unregelmäßiges, mehrschichtiges Netz dar. Die Puppe steht bei ♀ von *F. polyctena* durch bis zu ca. 10 μ im Durchmesser große Poren mit der Außenluft in Verbindung (vgl. Schmidt und Pohlmann 1960). Die Porenweite kann von Art zu Art jedoch verschieden sein.

Wenn wir der Frage nach der Bedeutung solcher Kokons für die Puppe nachgehen, so dürften sie ohne Zweifel einen gewissen Schutz bieten gegenüber mechanischen Verletzungen. Unter Normalbedingungen wird dieser Schutz jedoch kaum von Bedeutung sein, da die Arbeiterinnen ständig mit der Pflege der Brut beschäftigt sind. Daß dem Puppenkokon keine Bedeutung als Bakterien- und Pilzsporenfilter zukommt, wurde an anderer Stelle mitgeteilt (Schmidt 1960).

Wieweit übt nun der Puppenkokon einen Einfluß auf die stoffwechselphysiologischen Prozesse während der Metamorphose aus? Die hier in Frage kommenden physiologischen Prozesse, die direkt beeinflußt werden können, sind der Gasaustausch, wie Sauerstoffverbrauch und Kohlendioxydabgabe, und die Wasserdampfabgabe oder Transpiration.

Der Gasaustausch wurde im Warburg-Apparat bei Puppen mit und ohne Kokon (nach dessen Entfernung) untersucht. Von Tieren verschiedener Stadien und Arten wurde zunächst mit Kokon und am nächsten Tage ohne Kokon der Sauerstoffverbrauch und die Kohlendioxydabgabe bei 24°C gemessen. Diese Temperatur ließ keine zu schnelle Entwicklung zu, so daß die Werte der folgenden Tabelle noch vergleichbar sind. Außerdem wurden die Puppen außerhalb der Untersuchungsperiode, die jeweils 9 Stunden dauerte, stets im Kühlschrank bei ca. 6°C aufbewahrt.

Nachfolgende Tabelle zeigt bei allen untersuchten Arten, Geschlechtern und Entwicklungsstadien einen erhöhten O₂-Verbrauch der Puppen ohne Kokon. Die Er-

Tabelle 1

Sauerstoffverbrauch und Kohlendioxydabgabe von Puppen verschiedener Arten mit und ohne Kokon. Den CO₂-Werten entspricht die Produktion nach 2—4-stündiger Versuchsdauer.

Art	Ge- schlecht	Stadium	mm ³ /Std/g		mm ³ /Std/g		O ₂ % Er- höhung	RQ mit Kokon	RQ ohne Kokon
			O ₂ mit Kokon	CO ₂	O ₂ ohne Kokon	CO ₂			
<i>F. polyclena</i> Foerst.	♀♀	beginnende Körperpig- mentierung	210	—	250	—	19,0	—	—
<i>F. polyclena</i> Foerst.	♀♀	beginnende Körperpig- mentierung	208	—	238	—	14,4	—	—
<i>F. cordieri</i> Bond.	♀♀	Augen voll pigmentiert	176	180	210	204	19,3	1,02	0,97
<i>F. rufa</i> L.	♂♂	Augen voll pigmentiert	215	238	240	251	11,6	1,11	1,04
<i>C. ligniperla</i> Latr.	♂♂	Augenpig- ment fehlt	125	142	134	93	7,2	1,13	0,69
<i>C. ligniperla</i> Latr.	♂♂	Augenpig- ment fehlt	125	184	136	163	8,8	1,47	1,20
<i>L. alienus</i> Foerst.	♀♀	Augen voll pigmentiert	198	244	237	247	19,7	1,23	1,04
<i>L. alienus</i> Foerst.	♀♀	Augen voll pigmentiert	208	237	236	291	11,9	1,14	1,23
<i>Serv. rufibar- bis</i> Fabr.	♀♀	Pränymphen	205	284	214	293	4,4	1,38	1,37
<i>Serv. rufibar- bis</i> Fabr.	♀♀	Pränymphen	204	304	222	227	8,8	1,49	1,02

höhung kann bis zu 20% betragen, ist jedoch abhängig von der stark schwankenden, in der bekannten U-Kurve verlaufenden O₂-Aufnahme während der Puppenphase.

Die CO₂-Abgabe ist ebenfalls in den meisten Fällen erhöht, der respiratorische Quotient (RQ) dagegen bei Puppen ohne Kokon erniedrigt. Dies zeigt, daß die O₂-Aufnahme durch den Puppenkokon stärker gehemmt wird als die CO₂-Abgabe. Der Grund hierfür ist wohl, daß neben der Diffusion das CO₂ auch aktiv abgegeben werden kann. Relativ gesehen wird sogar von Puppen mit Kokon mehr CO₂ abgegeben als von solchen ohne Kokon, wie es die respiratorischen Quotienten zeigen. Die stark schwankende CO₂-Abgabe und damit wechselnden respiratorischen Quotienten während der Puppenphase machen sich natürlich auch hier bemerkbar und sind mit die Ursache der sehr unterschiedlichen Werte in Tab. 1. Dazu kommen Art- und Geschlechtsunterschiede, die natürlich auch bei der Auswertung solcher Zahlen zu berücksichtigen sind. Außerdem war auch bei den Ameisenpuppen, wie früher bei Carabiden beobachtet wurde (Schmidt 1955/56), die CO₂-Abgabe unregelmäßiger als die O₂-Aufnahme.

Die Frage, wie der erhöhte O₂-Verbrauch und die tieferen RQ-Werte bei Puppen ohne Kokon zu erklären sind, ist schwierig zu beantworten. Es muß zunächst erwähnt werden, daß Puppen, die bei tiefen Temperaturen (z. B. im Kühlschrank) gelagert werden, CO₂ speichern, um es dann bei hohen Temperaturen mehr oder weniger schnell abzugeben. Über die Art und Weise der Speicherung ist nichts Sicheres bekannt. Wird die CO₂-Abgabe etwa nach einer halben Stunde nach Entfernung der Puppen aus dem Kühlschrank gemessen, so erhält man RQ-Werte über 2; dies bedeutet eine sehr starke CO₂-Abgabe zu Versuchsbeginn. Bei Puppen ohne Kokon ist die CO₂-

Abgabe anfangs höher als bei solchen mit Kokon. Demnach ist die Abgabe des bei tiefen Temperaturen produzierten CO_2 bei Puppen ohne Kokon schneller als bei solchen mit Kokon. Dies spricht dafür, daß der Kokon die CO_2 -Diffusion hemmt, denn es ist unwahrscheinlich, daß die verantwortlichen Fermentsysteme durch die Entfernung des Puppenkokons geändert werden. Auch die O_2 -Aufnahme dürfte in ähnlicher Weise durch das engmaschige Kokongespinnst gehemmt werden. Die herrschenden physikalischen Verhältnisse soll nachstehende Abbildung schematisch veranschaulichen.

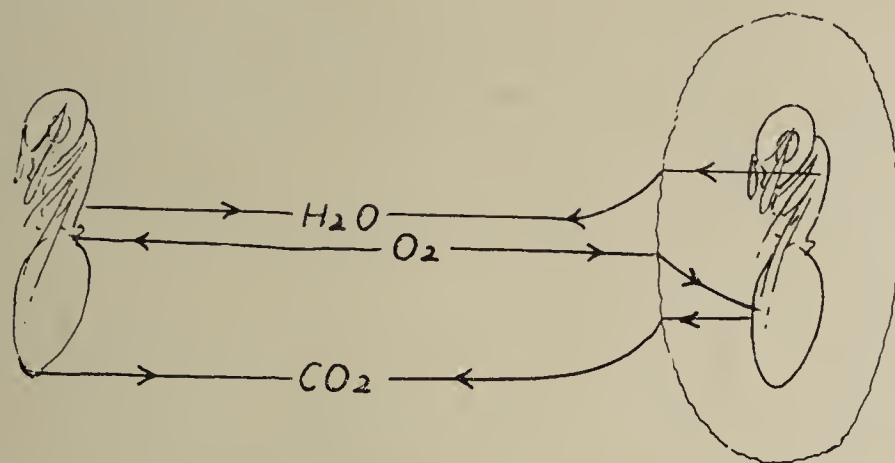


Abb. 1. Schematische Darstellung der möglichen Verteilung von Sauerstoff, Kohlendioxyd und Wasserdampf in der umgebenden Luft bei Puppen mit und ohne Kokon.

Durch eine Diffusionshemmung wird der CO_2 -Gehalt innerhalb der Kokons angereichert und damit die durch Diffusion vor sich gehende CO_2 -Abgabe verlangsamt. Die RQ-Werte liegen dann nach 2-stündiger Anpassung an die Versuchstemperatur höher als bei Puppen ohne Kokon (vgl. Tab. 1). Die von außen erfolgende O_2 -Diffusion wird von der Kokonwand ebenfalls gehemmt, so daß innerhalb des Kokons der Sauerstoff-Partialdruck erniedrigt ist, demzufolge die Oxydationsprozesse verlangsamt sind. Diese Hypothese wird dadurch bestätigt, daß die Puppenphase z. B. bei *Camponotus ligniperda* bei 27°C und 77% relativer Luftfeuchtigkeit ohne Puppenkokon 23 Tage dauert, dagegen mit Kokon 25 Tage. Die Verlängerung der Puppenphase entspricht dem verminderten O_2 -Verbrauch von Puppen mit Kokon.

Auch die Wasserdampfabgabe der Puppen wird durch den Kokon beeinflusst. Folgende Tabelle zeigt den Gewichtsverlust in mg pro Stunde pro g Körpergewicht. Die Transpiration wurde in Thermostatschalen nach Zwölfer an nacheinander folgenden Tagen zunächst mit Kokon und dann nach seiner sorgfältigen Entfernung unter dem Binokular im Brückenthermostaten untersucht. Die Luftfeuchtigkeit wurde mittels gesättigter Salzlösungen konstant gehalten und mit einem geeichten Lambrecht-Hygrometer kontrolliert. Die Versuchsdauer betrug jeweils ca. 12 Stunden, unterbrochen durch eine ca. 24-stündige Aufbewahrung im Kühlschrank.

Der Gewichtsverlust, der bei Puppen etwa der Transpirationsrate gleichkommen dürfte, ist bei gleicher Temperatur und relativer Luftfeuchtigkeit (r. L. F.) bei Puppen mit Kokon immer kleiner als bei solchen ohne Kokon, außer bei *Lasius alienus* bei 22°C und 84% r. L. F., wo beide Transpirationsraten gleich sind (vgl. Tab. 2). Da es sich bei den untersuchten Tieren um Puppen verschiedener Stadien handelt, ist ein artlicher Vergleich nicht möglich. Jedoch könnte bedingt durch die unterschiedliche Maschen-dichte der Kokons die Transpiration bei den einzelnen Arten verschieden stark gehemmt werden. Dies zu erfassen, wird durch die auch hier festgestellten Transpirations-regulationen sehr erschwert. (Vgl. dazu Schmidt 1954/55, Jakovlev und Krüger 1954, Jakovlev 1957 u. 1960, Schulze 1959.)

Tabelle 2

Gewichtsverlust von Ameisenpuppen mehrerer Arten und Geschlechter mit und ohne Kokon bei verschiedenen Temperaturen und relativen Luftfeuchtigkeiten, angegeben in mg/g/Std.

Art		Temperatur 26°C			
		r. L. F. 84%		r. L. F. 33%	
		mit	Kokon ohne	mit	Kokon ohne
<i>Formica cordieri</i> Bond.	♀♀	0,28 mg	0,40 mg	1,16 mg	1,29 mg
<i>Lasius alienus</i> Foerst.	♀♀	0,28 mg	0,44 mg	1,23 mg	1,45 mg
<i>Formica polycтена</i> Foerst.	♀♀	0,31 mg	0,88 mg	1,01 mg	1,20 mg
		Temperatur 22°C			
		r. L. F. 84%		r. L. F. 36%	
<i>Formica cordieri</i> Bond.	♀♀	0,18 mg	0,45 mg	0,70 mg	0,80 mg
<i>Formica rufa</i> L.	♂♂	0,98 mg	1,22 mg	1,68 mg	1,91 mg
<i>Camp. ligniperda</i> Latr.	♂♂	0,26 mg	0,39 mg	1,21 mg	1,37 mg
<i>Lasius alienus</i> Foerst.	♀♀	0,32 mg	0,32 mg	1,17 mg	1,22 mg

Die Frage nach der Ursache der erhöhten Transpiration bei Puppen ohne Kokon ist wohl ähnlich zu beantworten wie die nach dem erhöhten O₂-Verbrauch. Wie Modellversuche zeigten, hindert der Puppenkokon auch die Diffusion des Wasserdampfes, so daß die relative Luftfeuchtigkeit innerhalb des Kokons höher sein wird als außerhalb. Bei hoher relativer Luftfeuchtigkeit ist die Transpirationsrate im allgemeinen kleiner als bei geringer. Die herrschenden Feuchtigkeitsverhältnisse veranschaulicht Abb. 1.

Zusammenfassend haben die Versuche gezeigt, daß der Puppenkokon bei Formiciden nicht nur einen mechanischen Schutz bedeutet, sondern auch den Verlauf der physiologischen Prozesse beeinflußt; die Oxydationsvorgänge werden verlangsamt, die Transpiration wird herabgesetzt. Letzteres ist nicht eine Folge der verlangsamtten Atmung, denn die Transpiration der Insekten ist davon weitgehend unabhängig (Schmidt 1955/56).

Die entwicklungsphysiologische Bedeutung der Puppenkokons ist nach vorstehenden Untersuchungen umstritten. Denn weder die erhöhte Atmung noch die stärkere Transpiration bei Puppen ohne Kokon sind für die Normalentwicklung von ausschlaggebender Bedeutung. Die Entwicklung verläuft mit und ohne Kokon völlig normal. Sie wird ohne Kokon sogar beschleunigt, was im Kampf ums Dasein als Vorteil gewertet werden kann. Die Tatsache, daß die entwickelten Imagines, z. B. bei *Formica*-Arten, sich nicht oder nur schwer vom Kokon befreien können, gibt ihm eine deutlich negative Note; denn die schlüpf fertige Imago benötigt die Arbeiterinnen, um sich des Kokons zu entledigen. Damit läßt nur das soziale Zusammenleben dieser Ameisen die Ausbildung eines Puppenkokons zu, bzw. der soziale Charakter hat das Sichselbstbefreien der Imagines aus dem Kokon, wie es bei anderen Hymenopteren der Fall ist, weitgehend verhindert. Dem Puppengespinst kann bei Ameisen bisher keine positive Bedeutung zugeschrieben werden, was phylogenetisch gesehen recht interessant sein dürfte.

LITERATUR

JAKOVLEV, V.: Wasserdampf abgabe der Acrididen und Mikroklima ihrer Biotöpe. Zool. Anz. Suppl., Bd. 20, 136—42 (1957). — JAKOVLEV, V.: Transpiration und Vorzugstemperatur einiger Grillenarten. Verh. Dt. Zool. Ges. in Bonn 1960. — JAKOVLEV, V. u. KRÜGER, Fr.: Untersuchungen zur Transpiration der Hausgrille (*Gryllus domesticus* L.). Z. vergl.

JOVAN STANČIĆ et MILORAD TADIĆ:
Appareils électriques spécialement construits
pour la capture des insectes photophiles et
la possibilité de leur plus vaste utilisation

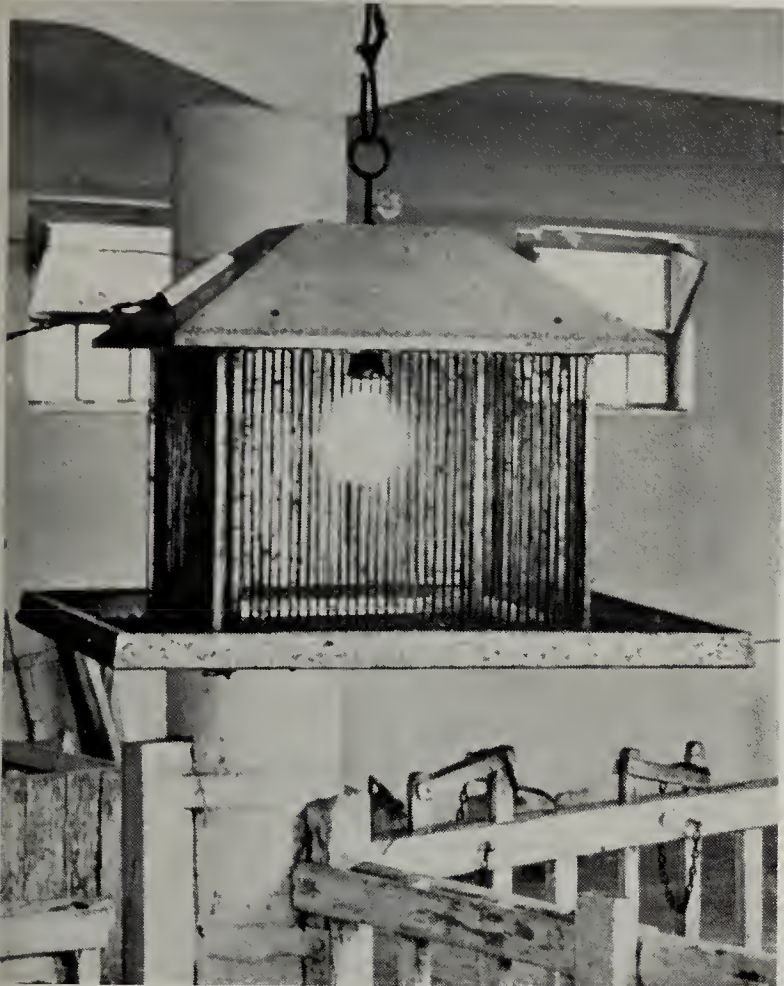


Fig. 1.



Fig. 2.

Physiol., Bd. 37, 57—77 (1954). — SCHMIDT, G.: Physiologische Untersuchungen zur Transpiration und zum Wassergehalt der Gattung *Carabus* (Ins. Coleopt.). Zool. Jb. Physiol., Bd. 65, 459—95 (1954/55). — SCHMIDT, G.: Der Stoffwechsel der Caraben (Ins. Coleopt.) und seine Beziehungen zur Transpiration. Zool. Jb. Physiol., Bd. 66, 273—94 (1955/56). — SCHMIDT, G.: Bau und Funktion der Puppenkokons bei *Formica* (Hym. Ins.) in Vorbereitung. — SCHMIDT, G.: Pilzinfektionen bei Waldameisenpuppen. Naturw., Bd. 47, 286—7 (1960). — SCHMIDT, G. u. POHLMANN, G.: Die mikroskopische und submikroskopische Struktur der Puppenkokons von Waldameisen (Form. Hym. Ins.). Biol. Zentralbl., Bd. 79, 337—42 (1960). — SCHULZE, W. G.: Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß der Luftfeuchtigkeit auf die Vorzugstemperatur von medizinisch wichtigen Schmeißfliegen- und Stechmückenarten. Z. angew. Ent., Bd. 44, 64—101 (1959).

DISKUSSION

Auf eine von M. Lüscher gestellte, die relative Luftfeuchtigkeit im Ameisennest betreffende Frage gibt der Referent folgende Antwort:

„Es scheint so zu sein, daß im Ameisennest nicht überall eine 100prozentige relative Luftfeuchtigkeit herrscht, so daß die Arbeiterinnen die Möglichkeit haben, die für ihre Puppen günstigen Verhältnisse zu wählen. Diese liegen bei *Formica polyctena* bei 27 °C etwa zwischen 72—88% relativer Luftfeuchtigkeit, wie Entwicklungsversuche gezeigt haben.“

THE ROLE OF FLOWER SPECIFICITY IN THE EVOLUTION OF SOLITARY BEES

E. GORTON LINSLEY

University of California, Berkeley

Most melittologists agree that flower specificity in varying degrees is characteristic of the majority of solitary bees. The greatest specificity involves the choice of flowers from which the females gather pollen—the basic element of larval food. The least specificity involves those visited by either sex in search of nectar—the basic element of adult food. Bees which visit many kinds of plants for pollen and nectar are usually referred to as polytropic; those which visit few, oligotropic. If the range of plant species visited for pollen is narrow and restricted botanically the bee is regarded as oligolectic, if it is broad botanically, polylectic. Both sets of terms are obviously relative and consideration must be given to the range of choice available to the bee if they are to be applied intelligently. It is useful to limit the term oligolectic to those species in which the females, throughout the range of the population, and in the presence of other pollen sources acceptable to other kinds of bees, consistently and regularly collect pollen from a single plant species or a group of morphologically similar or botanically related plant species. Such bees usually exhibit physiological and ethological adaptations to the host flower, such as short seasons more or less synchronized with the blooming period of the plant, daily flight periods primarily attuned to the diurnal cycle of stamen dehiscence and pollen release, morphological adaptations for the extraction or transport of the pollen or to facilitate the simultaneous extraction of nectar and pollen from the plant, and other qualities, both inherited and acquired, which are correlated with this specialization. The plants usually exhibit one or more reciprocal adaptations which contribute to the intimacy of the relationship. These may involve consistencies in size, form, odor and coloration, the presentation of pollen at times of day when polylectic forms are less active, the production of nectar to coincide with periods of pollen availability, cycles of turgidity, of opening and closing, and orientation in relation to the sun, all of which are subject to specific chemotropic or visual responses by the bee species. Pollen sources of oligolectic bees as a whole are scattered taxonomically through all the families with entomophilous flowers. However, host-bee relationships can be analyzed most readily in those plant groups where the reciprocal adaptations are most intimate, as in various genera of the Cucurbitaceae, Convolvulaceae, Malvaceae, Cactaceae, Onagraceae, etc., or in those groups of bees in which the proportion of oligolectic species is especially high, as in many of the genera of the Panurgidae, Andrenidae, Melittidae, Anthophoridae, Megachilidae, etc.

Flower specificity in selected plants groups

Oligolectic visitors to Cucurbitaceae range from tiny species of *Ctenoplectra* (Melittidae), which during the morning hours visit flowers of *Thladiantha* along the forest edges in Java and Sumatra (Lieftinck, 1941), to the robust New World *Xenoglossa* and *Pepo-napis* (Anthophoridae: Eucerinae) which gather pollen at dawn from squashes and gourds in the milpas of Mexico. Males of these genera respond to these same flowers and utilize them for sleeping. The large flowered Convolvulaceae (morning glories) also have their special group of visitors, including long-tongued species of *Ptilothrix*, *Melitoma*, *Cemolobus* and *Ancyloscelis* which are active before sunrise and take pollen only from *Ipomoea*. Related emphorine and eucerine anthophorids (e. g. *Emphor*, *Tetralonia*, *Xenoglossodes* and *Diadasia*) are among the principal bees whose pollen collecting is limited to Malvaceae, along with *Perdita* of the subgenus *Macroteropsis*. This last overlaps from the Malvaceae to the Cataceae, as does the megachilid genus *Lithurge*, although no species in either group takes pollen from both plant families. Along with *Perdita* (*Macrotera*), and groups of related species in both *Ashmeadiella* (Megachilidae) and in *Diadasia* (Anthophoridae), these constitute the principal oligoleges of the cactus family in western North America. Plants of the evening primrose family Onagraceae have drawn oligolectic pollinators from many groups of bees, including Halictidae, Melittidae, Panurgidae, Andrenidae, Megachilidae, and Anthophoridae. The best known of these is the crepuscular *Sphecodogastra*, which has large ocelli (almost universally associated with nocturnal habits in bees) and a scopa modified for extracting the viscin strands which hold the pollen. Related species of *Evylaeus* also collect pollen from *Oenothera*, utilizing both the early hours of the night and the period just before and after sunrise. *Perdita* (*Xerophasma*) contains two large pallid nocturnal species with large ocelli which collect pollen at night from *Oenothera* and are sometimes attracted to light. On the other hand, the andrenine subgenus *Onagrandrena* and the anthophorine genera *Anthedonia* and *Tetralonia* have some species which take pollen from flowers of *Oenothera* at sunrise, others at sunset. Other genera of bees with structural adaptations for taking pollen from *Oenothera* include *Megachile*, *Dufourea*, *Diandrena*, and *Anthophora*. Most of these are matinal, although some *Anthophora* are active both morning and evening.

Flower specificity at the generic level can be illustrated by the North American species of the megachilid genera *Chelostoma* and *Proteriades*. Species of the former genus gather pollen from flowers of the Hydrophyllaceae, principally *Phacelia* and *Eriodictyon*, of the latter genus only from *Cryptantha* (Boraginaceae). The related genus *Anthocopa* exhibits oligolecty at the level of the subgenus and species group. *Atoposmia* is made up of species which take pollen from *Penstemon* (Scrophulariaceae), *Hexosmia* from *Phacelia* and *Nemophila* (Hydrophyllaceae), and *Eremosmia* breaks up into three groups, one of which utilizes pollen only from Compositae, the other two largely from Leguminosae.

Imperfect Adaptations among Oligolectic Bees.

Structural modifications associated with oligolecty are relatively numerous and well known because of their taxonomic interest. Generally they involve adaptations which assist in the extraction and transportation of pollen or for the extraction of nectar from the pollen plant or both. Most bees which are morphologically fitted for particular plants also exhibit physiological adaptations. However, in *Proteriades*, morphological adaptations appear to restrict the pollen source of the species regardless of other considerations. In this genus the galea and labial palpi are provided with stiff curled hairs which are utilized to extract pollen from the stamens of *Cryptantha* which are deeply hidden in the flower. Not only are the *Proteriades* species not restricted to particular species of *Cryptantha*, but the distribution of the plant is far wider than that of the bee, extending eastward to the Great Plains and southward far into Mexico and even to South America.

The Holarctic bees of the melittid genus *Macropis* are oligolectic visitors of *Lysimachia* (Primulaceae), and it is obvious that the evolutionary histories of the two have been somewhat intertwined. Yet some peculiar aspects are involved in the situation. Robertson (1893), noting that *Lysimachia* does not produce nectar, emphasized that males of *Macropis* visited the plants in search of females, not in search of food. The mystery regarding their attraction to the flowers was apparently resolved by Kullenberg (1956) who discovered that females mark the flowers with a chemical scent which serves as a sexual attractant. However, in spite of the intimate association of these bees and their pollen flowers, Popov (1958), in a very fine analysis of some features of correlated evolution of *Macropis* and *Lysimachia*, has shown that the former are not the principal, primary, or even ancient pollinators of *Lysimachia*, that their range is far more restricted than that of the plant genus, that the links between the two are relatively recent and secondary, arising in the early tertiary, and that specific divergence in *Macropis* has proceeded independently of specific divergence in *Lysimachia*.

Physiological basis of flower specificity

It has long been maintained that the bright colors of flowers were evolved for the visual attraction of pollinators. Colors in the visual range of the bee no doubt serve a useful purpose in attracting the casual nectar seeker and together with the form and pattern of the flower, location on the plant and certain other features may ease the task of the pollen collector and assist in pollen constancy. However, the only prior experience which the newly emerging solitary oligolectic has had with its appropriate pollen source is the pollen and nectar which were stored by its parent. Presumably pollen selection by oligolectic bees, like host-plant selection in general, must depend primarily on an acute and discriminating chemical sense. Sensitivity to the distinctive chemical properties of a given kind of pollen may have been developed during the larval period when it fed on this restricted diet or may be the result of adult conditioning in the cell in which its larval development took place. In any event, the response appears to be conditioned rather than inherited. When the identifying substance is shared by botanically related plants, as is commonly the case, bees select their pollen sources along taxonomic lines, often without regard to flower size, form, or coloration. When the attractant appears sporadically in unrelated plants, the pollen sources may be equally limited, but the limitation is less obvious because of the superficial appearance of polylecty. Instances are known, however, of oligolectic bees which visit only flowers of a certain color within a genus to which they otherwise appear to be well adapted. Further, some bees which exhibit strong oligolectic tendencies stray to other flowers only when they are the same color (e. g. yellow). On the other hand, *Megachile brevis* Say takes pollen from flowers which to us appear blue, violet, or whitish but not yellow, although it takes nectar from yellow flowers (Michener, 1953). Little is known about scent differences among closely related flowers but the studies of Ribbands (1955) demonstrate a far greater olfactory acuity in the honeybee than in man.

Although most adaptations of flowers for the attraction of bee pollinators are directed principally toward the female, those of the orchid genus *Ophrys* are directed at males of the genus *Andrena*. The various orchid species have distinctive odors and differ in the form and pattern of the labellum which attracts the male because of a general resemblance to the female of its species. Upon alighting on the labellum, the males are stimulated to abdominal movements which pollinate the flower by pseudocopulation (Pouyanne, 1917; Godfrey, 1925; Kullenberg, 1950; Stebbins and Ferlan, 1956).

Botanical diversity among pollen sources and the question of sympatric speciation

It has always appeared to me that the terms sympatric and allopatric as used by Mayr (1942), although obviously relative, were very useful terms defining potentially different

ecological and evolutionary situations. To apply the term allopatry to microgeographical distributions destroys its usefulness and makes all speciation allopatric by definition. For purposes of this discussion I prefer to regard populations sympatric if the individuals comprising them live in physical proximity and the barriers to interbreeding are not the result of geographical distance and isolation. Conversely, allopatric populations are made up of individuals which occur in different geographic areas and thus physical contact between them is impossible or extremely limited, thus bees that nest or forage within flight range of one another would be regarded as sympatric. Thus when sympatric siblings are in direct competition with one another for pollen, exhibiting only slight differences in flower ethology, one can assume that they arose allopatrically and have relatively recently come together. This appears to be the case of sibling pairs of andrenine bees which visit *Oenothera* (Linsley and MacSwain, 1956), others which visit *Ranunculus* (Linsley and MacSwain, 1959). In fact it is characteristic of bees which exhibit group oligolecty. On the other hand, when sympatric siblings exhibit a complete divergence in food habits, utilizing different pollen plants and avoiding direct competition completely, the possibility of sympatric speciation must be considered. Examples of ethological variation that might conceivably lead to sympatric speciation have been cited for *Diadasia* (Linsley and MacSwain, 1958), and is suggested by the botanical diversity among the pollen sources of highly oligolectic groups of bees (e. g. *Perdita*, *Andrena*). In fact Thoday and Boam (1959) have shown that two components of a population can diverge without any isolation limiting gene flow between them.

LITERATURE

- BRUES, C. T., 1924: The specificity of food-plants in the evolution of phytophagous insects. Amer. Nat., 58: 127—144. — FRISCH, K. von, 1958: Die Erforschung der Sinnesleistungen bei Insekten. Mt. Schweiz. Ent. Ges., 31 (2): 139—145. — GODFREY, M. J., 1925: The fertilization of *Ophrys speculum*, *O. lutea* and *O. fusca*. Journ. Bot., 63: 33—40. — GRANT, V., 1949: Pollination systems as isolating mechanisms in Angiosperms. Evolution, 3: 82—97. — GRANT, V., 1950: The flower constancy of bees. Botan. Rev., 16 (7): 379—398. — HESLOP-HARRISON, J., 1958: Ecological variation and ethological isolation. Upsalla Univ., Årsskr., 1958 (6): 150—157. — KULLENBERG, B., 1950: Investigations on the pollination of *Ophrys* species. Oikos, 2 (1): 1—19. KULLENBERG, B., 1956: Field experiments with chemical sexual attractants on Aculeate Hymenoptera males. I. Zool. Bidrag, 31: 253—354. — LIEFTINCK, M. A., 1941: A note on the habits of *Ctenoplectra thladianthae* v. d. V. and *C. florisomnis* v. d. V. Ent. Med. Ned. Indië, 7 (3—4): 74—76. — LINSLEY, E. G., 1958: Ecology of solitary bees. Hilgardia, 27 (10): 543—599. — LINSLEY, E. G., and MacSWAIN, J. W., 1956: Further notes on the biology and taxonomy of the andrenine bees associated with *Oenothera*. Pan-Pacific Ent., 32 (3): 111—121. — LINSLEY, E. G., and MacSWAIN, J. W., 1958: The significance of floral constancy in bees of the genus *Diadasia*. Evolution, 12: 219—223. — LINSLEY, E. G., and MacSWAIN, J. W., 1959: Ethology of some *Ranunculus* insects with emphasis on competition for pollen. Univ. Calif. Publ. Ent., 16 (1): 1—46. — MANNING, A., 1956a: The effect of honey-guides. Behaviour, 9: 114—139. — MANNING, A., 1956b: Some aspects of foraging behaviour of bumblebees. Behaviour, 9: 164—201. — MANNING, A., 1957: Some evolutionary aspects of the flower constancy of bees. Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh, 25: 67—71. — MAYR, E., 1942: Systematics and the origin of species. Columbia Univ. Press, New York. 334 pp. — MICHENER, C. D., 1953: The biology of a leafcutter bee (*Megachile brevis*) and its associates. Univ. Kansas Sci. Bull., 35: 1659—1748. — POPOV, V. B., 1956: The geographical distribution and food relations of the genus *Ctenoplectra* F. Smith (Hymenoptera, Melittidae). Doklady Akad. Nauk SSSR, 108 (5): 969—972. — POPOV, V. B., 1958: Special features of the correlated evolution of *Macropis*, *Epeoloides* (Hymenoptera) and *Lysimachia* (Primulaceae). Ent. Obozr., 37 (3): 499—519. — POUYANNE, A., 1917: La fécondation des *Ophrys* par les insectes. Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord, 8 (1): 6—7. — RIBBANDS, C. R., 1955: The scent perception of the honeybee. Proc. Roy. Soc., (B) 143: 367. — ROBERTSON, C. H., 1893: Flowers and insects. X. Botanical Gaz., 18: 47—54. — STEBBINS, G. L. and FERLAN, L., 1956: Population variability, hybridization, and introgression in some species of *Ophrys*. Evolution, 10 (1): 32—46. — STRAW, R. M., 1955: Hybridization, homogamy, and sympatric speciation. Evolution, 9: 441—444. — THODAY, J. M. and BOAM, T. B., 1960: Effects of disruptive selection. II. Polymorphism and divergence without isolation. Heredity, 13 (2): 205—218.

ORIENTIERUNGSVERSUCHE MIT DROSOPHILA OBSCURA UND DROSOPHILA SUBOBSCURA (Diptera)

H. BURLA und M. GREUTER
Zoologisches Museum der Universität Zürich

Als Maß für die Ausbreitungsleistung von *Drosophila*-Arten wurde beim Aussetzen und Wiedereinfangen markierter Tiere die Streuung

$$s^2 = \frac{\sum r^2h}{n}$$

verwendet. In dieser Formel bedeutet n die Gesamtzahl der wiedereingefangenen Fliegen, r der Abstand der Köder vom Zentrum und h die Anzahl Fliegen je Abstand. Von den verwandtschaftlich nahe stehenden Arten *D. obscura* und *D. subobscura* erreicht die erstgenannte im Buchenwald des schweizerischen Mittellandes etwas größere Streuungen. Dasselbe gilt für die Ausbreitung entlang eines Waldrandes (1). Dagegen fliegt nur die eine der beiden Arten, *D. subobscura*, mit größerer Häufigkeit vom Waldrand ins freie Feld hinaus (2). Dieses Versuchsergebnis stimmt überein mit der faunistischen Beobachtung, daß *D. subobscura* gehäuft am Waldrand und in lockeren Obstbaumbeständen zu finden ist, während sich *D. obscura* fast ausschließlich im Waldinnern aufhält (3). Mit den hier referierten neueren Versuchen soll auf die Kausalität dieser verschiedenen Ausbreitungsweisen eingegangen werden.

In 10 m Abstand vom Wald wurden drei verschiedene Arena-Typen aufgestellt und mit Fliegen beschickt. In Zeitabständen von fünf Minuten wurde festgestellt, wieviele Fliegen sich auf der vom Wald abgewendeten Feldseite der Arenen ansammelten. Zur Flugaktivitätszeit von *Drosophila*, d. h. am Morgen und am Abend, überwogen bei *D. subobscura* meist die feldwärts gerichteten Fliegen, während *D. obscura* fast durchwegs die Richtung zum Wald bevorzugt (Tab. 1).

Tabelle 1

Prozente der feldwärts orientierten Individuen bei 7 Beobachtungsserien, am Abend des 4. 8. 1960, von 18.50—20.25 Uhr, vor einem nach Nordwest exponierten Waldrand. Die Prozentzahlen beziehen sich auf je ca. 300 Tiere.

Art	1	2	3	4	5	6	7
<i>D. obscura</i>	39	50	40	47	37	46	28
<i>D. subobscura</i>	55	52	57	61	62	57	63

Da im Laboratoriumsversuch beide Arten positiv phototaktisch reagieren, kann die bei *D. obscura* im Arenaversuch beobachtete Abkehr vom Feld nicht auf einer grundsätzlichen Photophobie beruhen. Vielmehr muß entweder eine im Orientierungsverhalten begründete Ortstreue zum Wald vorliegen, oder die positive Phototaxis muß unter dem Einfluß des vollen Tageslichts oder der verminderten Feuchtigkeit in eine negative Phototaxis umschlagen, sobald *D. obscura* den Wald verläßt.

Daß *D. obscura* stärker auf hohe Luftfeuchtigkeit angewiesen ist als *D. subobscura*, zeigt sich in einem Austrocknungsversuch. Beide Arten wurden bei 25 und 50% relativer Luftfeuchtigkeit ohne Nahrung gehalten. In beiden Fällen überlebte *D. obscura* weniger lang (Tab. 2).

Tabelle 2

Mittlere Lebensdauer in Stunden (h) im Austrocknungsversuch.

Art	25% F.		50% F.	
	h	t	h	t
<i>D. obscura</i>	7,43	3,344	9,62	0,486
<i>D. subobscura</i>	9,30		10,23	

Z u s a m m e n f a s s u n g: Im Freilassungs- und Wiedereinfangversuch fliegt *D. subobscura* abends und morgens viel weiter und häufiger vom Waldrand ins offene Feld hinaus als *D. obscura*. Wie nun Arenaversuche im Freiland ergaben, beruht dieser Unterschied in der Ausbreitung der zwei Arten auf einem verschiedenen Orientierungsverhalten. Übereinstimmend mit der Bevorzugung des Freilands erweist sich *D. subobscura* resistenter gegen Trockenheit als *D. obscura*.

L I T E R A T U R

(1) BURLA, H. und GREUTER, M. (1959): Einige Komponenten des Ausbreitungsvorgangs bei *Drosophila*. Vierteljahrschr. Naturf. Ges. Zürich, 104. — (2) BURLA, H. und GREUTER, M. (1959): Vergleich des Migrationsverhaltens von *Drosophila subobscura* und *Drosophila obscura*. Rev. Suisse Zool., 66 (11). — (3) BURLA, H. (1951): Systematik, Verbreitung und Ökologie der *Drosophila*-Arten der Schweiz. Rev. Suisse Zool., 58 (2), S. 23—175.

BOMBUS CONSOBRINUS DAHLB.,
AN OLIGOLECTIC BUMBLE BEE (Hymenoptera, Apidae)

ASTRID LÖKEN

Zoological Museum, University of Bergen, Norway

Bombus consobrinus is treated as distinct species by Nylander (1848), Thomson (1872) and Siebke (1880), while Morawitz (1883), Friese & Wagner (1912), etc. consider the bee as a rare arctic subspecies of *Bombus hortorum* L. Schneider (1896, 1906, 1918) argues repeatedly that it is a good species. Skorikov (1914), Krüger (1924) etc. share his opinion which is approved by recent authors. Schneider and Meidell (1933) indicate that *B. consobrinus* has a subalpine-alpine distribution from approx 60° to 70° N, yet going down to a few boreal localities southeast of the mountains.

Aurivillius (1887), Schneider, Lie-Pettersen (1900, 1906), Löken (1949, 1950) etc. stress the close relationship between *B. consobrinus* and *Aconitum septentrionale* Koelle, the only wild growing species of this genus in Scandinavia. Poppius (1903) and Hulkkonen (1928) state that in Finland *B. consobrinus* only occurs within the few areas of growth of *A. septentrionale*. Schneider also observed this bee only in *Aconitum* fields, but states that in Norway the plant has a much wider distribution than that of the bee: it is a typical inland insect and will go with the plant neither to the lowlands nor to the atlantic coast.

The present research is part of a monograph on Norwegian *Bombus* spp. Intensive fieldwork has been carried out throughout the country, from the lowlands in the south to the tundra in the north, and from the atlantic islands off western shore across

arctic territories in Central Norway to the boreal, or arctic-alpine regions along the Swedish border. All kinds of beeplants have been kept under observations, independent of possible occurrence of *B. consobrinus*.

The Fennoscandian distribution

The map is mainly based upon collected material, including also all Scandinavian museum collections and a few records taken from the literature or received in litt.

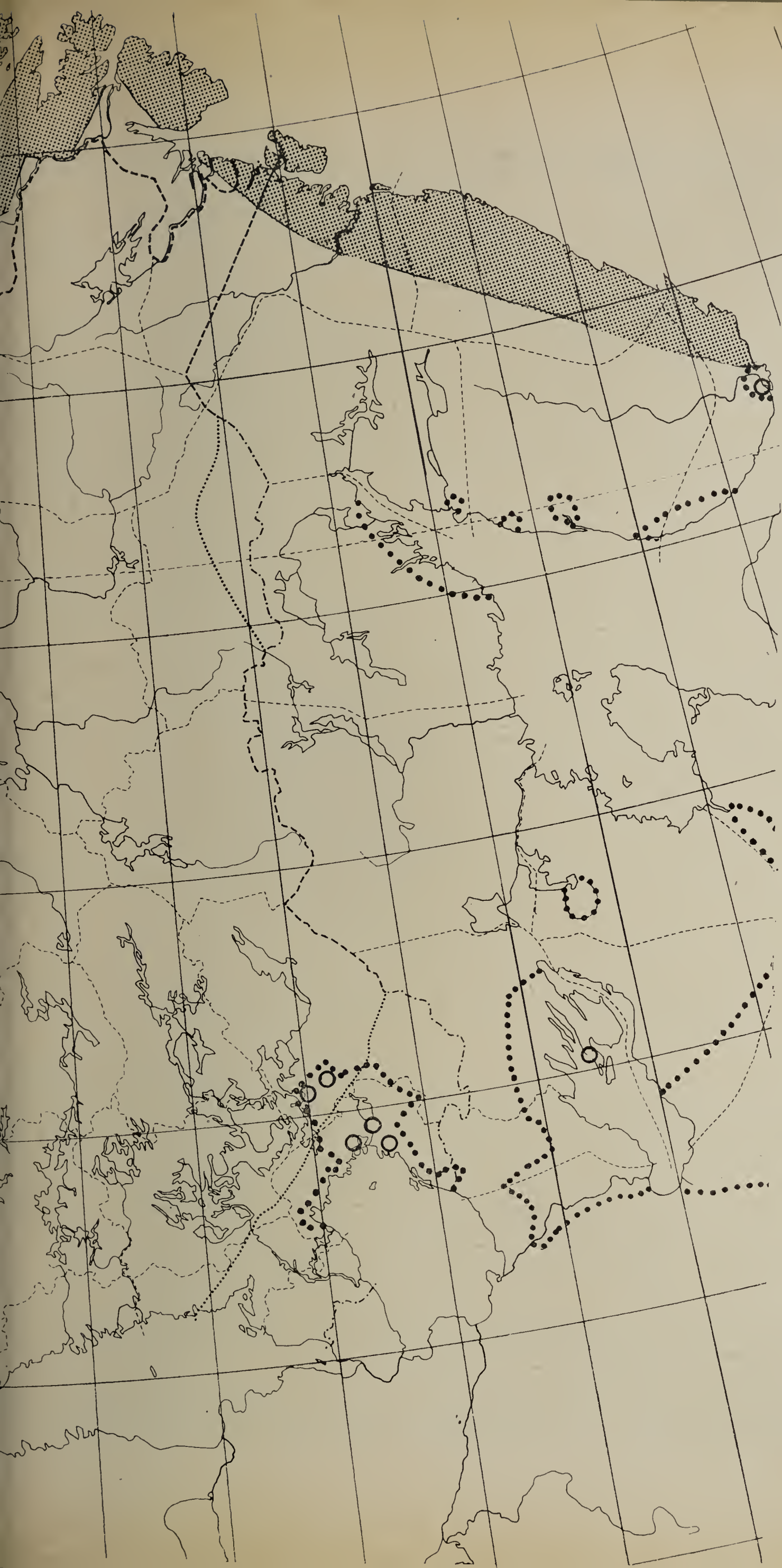
B. consobrinus is neither an arctic nor an alpine species, these being restricted to areas within the arctic region indicated on the map. As the bee is settled in districts of typical inland climate as well as those of oceanic climate the distribution may not be limited by climatic factors. It coincides however with that of *A. septentrionale*. The bee occurs almost continuously in *Aconitum* fields along the Scandinavian mountain range from 59° to 68,5° N, in the birch as well as in the willow zone. It is not observed above the upper limit for the growth of *A. septentrionale* which varies between 1000–1500 m altitude. It occurs in *Aconitum* fields along the east side of the mountain range, in cultivated vallies as well as in glades in the spruce forest, etc. At the western limit of the growth of the plant it even occurs frequently in the isolated fields in the inner part of the western fjords. From approx. 65° and northwards *A. septentrionale* reaches the coast in more or less isolated areas, and the bee has been recorded in all the fields investigated. The northern limit for the bee is moved to 68,5° N, which is the northern limit for the growth of *A. septentrionale* (except a small field on Arnöy island just north of 70°). In spite of the very few records outside the limit of the registered growth of *A. septentrionale* it is evident that the distribution of *B. consobrinus* depends on that of the plant. The reverse cannot be the case as the plant is visited by other pollinators, notably *B. hortorum*.

The relation to the plant species visited

The floral ecological material consists of 935 records of the bee on flowers, of which 382 individuals were captured and kept. It represents the total number of records from all localities investigated. The blooming period of *A. septentrionale* lasts from mid- or end of June till the beginning or end of August, depending upon latitude, altitude, exposure and the annual weather conditions etc. In general the plant is in full bloom during July at all localities. It will be learned from Table I that 55% of the individuals worked *A. septentrionale* during June, 98% in July, and 64% in August. In May–June the individuals visiting a range of plant species represent the hibernating ♀♀, which locally may occur in the field before or at the beginning of bloom of *A. septentrionale*. They are then forced to work other plant species in bloom and prefer hymenopter plants if any. During the full bloom period of *A. septentrionale* the bees may exceptionally make short visits to other plants. In August *A. septentrionale* is gradually shedding its flowers and individuals are locally forced to visit other plants, preferring garden *Aconitum* if any.

The investigation indicate that *B. consobrinus* is an oligolectic bumble bee, the term defined by Linsley (1958) for bees: "in which the individuals throughout the range of the population and in the presence of other pollen sources, consistently and regularly collect pollen from a single plant species, or a group of related plant species, turning to other sources, if at all, only in the face of a local absence of the pollen". The great majority of solitary bees is considered to be oligolectic, while social bees are polylectic. The behaviour of *B. consobrinus* is therefore unusual. The term is only related to pollen collecting specimens. In present case the nectar collectors, including ♂♂ also have the same flower constancy.





The distribution of *B. consobrinus* and *Aconitum septentrionale*

● *B. consobrinus*

..... limit of growth of *Ac. sept.*

○ *B. consobrinus* records from literature



regio arctica (mountain region)

Table 1.

B. consobrinus recorded on the plant species visited throughout the season.
* = hymenopter plant.

Plant species visited	MAY		JUNE		JULY				AUGUST				TO- TAL	
	No	Tot.	No	Total	No		Total	No		Total				
	♀	No %	♀ ♂	No %	?	♀	♂	No %	?	♀	♂	No %	No %	
<i>Aconitum sept.</i>			87 4	91 55	13	179	212 16	420 98	1	48	86 82	217 64	728 78	
Garden <i>Aconitum</i>										1	57 17	75 22	75 8	
Other plants	2	2 100	74	74 45		6	3	9 2	2	4	33 8	47 14	132 14	
Other plants:	2	2	161 4	165	13	185	215 16	429	3	53	176 107	339	935	
<i>Aquilegia vulg.*</i>	1		24								1			
<i>Dicentr. spectabilis</i>			1											
<i>Carragana arb.</i>			21											
<i>Taraxacum sp.*</i>	1		1											
<i>Glechoma heder.*</i>			11											
<i>Vicia sepium*</i>			1											
<i>Geum rivale</i>			7								1			
<i>Prunus cerasus</i>			1											
<i>Malus silvestris</i>			1											
<i>Viola tricolor</i>			2											
<i>Geranium silv.</i>			4											
<i>Filipendula ulm.</i>						3	1							
<i>Cirsium heter.</i>						1								
<i>Hypericum sp.</i>						1								
<i>Rubus idaeus</i>										1				
<i>Trifolium prat.*</i>									1		4	1		
<i>Stachys silv.+sp.*</i>						1	2			1	2	1		
<i>Galeopsis speciosa*</i>											7			
<i>Galeops. tetr.+sp.*</i>											5	1		
<i>Delphinium sp.*</i>											1			
<i>Centaurea nigra</i>											1			
<i>Carduus crispus</i>											1			
<i>Knautia arvensis</i>											1			
<i>Succisa pratensis</i>											1			
<i>Imp. noli tangere*</i>									1	2	8	5		

The floral ecological observations confirm the indication of the geographical distribution that *B. consobrinus* is limited by the range of *A. septentrionale*. This plant is a Fennoscandian species and botanists discuss its peculiar distribution. According to Fries (1949) it has not immigrated from the closely related forms in the east as it does not occur in northern Fennoscandinavia. He indicates that the plant is a relict from the last glacial period, surviving in refugees along the western coast of Norway and later slowly spreading eastwards. If this is the case the Scandinavian *B. consobrinus* (named subsp. *sahlbergi* by Skorikov), also may be a relict instead of f. inst. being an immigrant from Siberia.

The world distribution of *B. consobrinus* extends from Scandinavia through Russia—Siberia to Kamschatka—Sakhalin—Vladivostock. To the writers knowledge the occurrence is everywhere limited by that of *Aconitum* sp.

Another *Hortobombus*, *B. gerstäckeri* Mor. occuring in the alpine regions in the Pyri-nees, Alps, Balcans etc. has a preference for *Aconitum lycoctonum* L. It may be an oli-

golectic bee with the geographical distribution dependent on that of this plant species. Kruseman (1959) treats it as a subspecies of *B. consobrinus*. Whether *B. consobrinus* and *B. gerstäckeri* are subspecies or distinct species will be discussed at a later date.

Acknowledgment is due to A/S Norsk Varekrigsforsikrings Fond for supporting the investigation.

REFERENCES

- AURIVILLIUS, C., 1887: Über die Blüte und die Befruchtung von *Aconitum Lycoctonum*. Bot. Zentralbl., 21, Jena. — DAHLBOM, G., 1832: *Bombi Scandinaviae*, Lond. Goth. — EKMANN, S., 1922: *Djurvärldens utbredningshistoria*, Stockholm. — FRIES, M., 1949: Den nordiska utbredningen av *Lactuca alpina*, *Aconitum septentrionale*, *Ranunculus platanifolius* och *Polygonatum verticillatum*. Acta Phytogr. sues., 24, Uppsala. — FRIESE, H. & WAGNER, W., 1912: Zoologische Studien an Hummeln. II. Die Hummeln der Arktis, des Hochgebirges und der Steppe. Zool. Jahrb. Suppl., XV, 1, Jena. — HULKKONEN, O., 1928: Zur Biologie der südfinnischen Hummeln. Julkaisuja, Turun ylip. Sarja A, 3, Turku 1936. — KRUSEMAN, G., 1959: Enkele zoogeografische opmerkingen over de hommelfauna van Zweden (Hym.-Apid). Ent. Ber., 19, Amst. — KRÜGER, E., 1924: Analytische Studien zur Morphologie der Hummeln. Zool. Jahrb., 48, Jena. — LIE-PETTERSEN, O. J., 1901: Bidrag til kundskaben om Vestlandets *Bombus*-*Psithyrus*-arter. Bergens Mus. Aarb., Bergen. — LIE-PETTERSEN, O. J., 1906: Neue Beiträge zur Biologie der norwegischen Hummeln. Ibid. Bergen. — LINSLEY, E. G., 1958: The ecology of solitary bees. Hilgardia, 27, Berkeley. — LÖKEN, A., 1949: Bumble Bees in Relations to *Aconitum septentrionale* in Central Norway (Öyer). Nytt. Mag. Naturv., 87, Oslo. — LÖKEN, A., 1950: Bumble Bees in Relations to *Aconitum septentrionale* in Western Norway (Eidfjord). Norsk Ent. Tidskr., 8, Oslo. — MEIDELL, O., 1934: Bier og Humler i Rogaland (Apidae, Hym). Stavanger Mus. Årsh. 1932—33, 43, Stavanger. — MORAWITZ, F., 1883: Die russischen *Bombus*-Arten in der Sammlung der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mélanges Biol. Bull. l'Acad. Sci. 11, St. Petersburg. — NYLANDER, W., 1848: Adnotationes in expositionem monographicam *Apium borealium*. Notiser ur Sällsk. Fauna Flora fenn. Förh. 1, Helsingf. — POPPIUS, B. R., 1903: Blombiologiska iakttagelser. Acta Soc. Fauna Flora fenn., 25, Helsingf. — SCHNEIDER, J. Sparre, 1896: Insektlivet i Jotunheimen. Tromsø Mus. Årsh., 19, Tromsø. — SCHNEIDER, J. Sparre, 1906: Hymenoptera aculeata im arktischen Norwegen. Ibid. 29, Tromsø. — SCHNEIDER, J. Sparre, 1918: Hummeln der Kristiania-Gegend. Ibid., 40, Tromsø. — SIEBKE, H., 1880: Enumeratio Insectorum Norvegicorum. 5, Christiania. — SKORIKOV, A. S., 1914: *Hortobombus consobrinus* (Dahlb.) et ses variations. Rev. russe Ent., 14, Moscow. — THOMSON, C. G., 1872: *Hymenoptera Scandinaviae*, II. Lund.

DISCUSSION

G. RICHARD: L'interessante communications de Miss Löken montre bien dans un cas précis, l'inféodation d'un insecte à une plante. Je voudrais savoir si Miss Löken a tenté de rechercher quelles perceptions entrent en jeu dans la reconnaissance de l'*Aconitum* par le *Bombus*? Perception visuelles? Olfactives?

A. LÖKEN: Probably both sight and scent.

G. RAW: Have you analyzed the sugar concentration in the nectar of *Aconitum septentrionale*?

A. LÖKEN: No.

P. S. CORBET: Can one obtain an indication of the way in which *Bombus* select *Aconitum* by seeing if there are other plants of similar structure or colour in the same habitat, flowering at the same time of year, but which the bees do not visit?

A. LÖKEN: There is normally a relationship between the length of the bumble bee tongue and the distance to the nectary of the plant species visited. This is accentuated in *B. consobrinus*, having the longest tongue of the Norw. *Bombus* sp. *B. hortorum* has almost the same length of tongue and do often visit *Aconitum septentrionale*, but is not confined to this plant. *B. consobrinus* and *B. hortorum* often occur in the same field, but the latter do often also visit other plant species, yet preferably hymenopter plants.

D. A. VLEUGEL: You justly said that *B. consobrinus* appears to react chiefly to scent, you found one after dark. But I often find bumble bees sleeping on flowers. I did never see them collect after dark. I have often seen bumble bees approach blue clothes, so I think they react to sight in the first place.

A. LÖKEN: The individuals caught in the dark, nearly at midnight, were continuously working the flowers. This made me believe on their strong reaction on scent. However it may be that also bumble bees react on ultraviolet light.

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE ÉTHOLOGIQUE DES ODONATES

GASTON RICHARD

Professeur, Faculté des Sciennes, Rennes, France

Depuis quelques années, nous avons abordé l'étude du comportement de capture des proies par les larves d'Odonates. Nous avons pris soin, non seulement d'étudier les réactions d'une larve devant une proie dans des conditions normales, mais aussi d'étudier la structure du système nerveux central et la topographie sensori-motrice en cause dans les mouvements décrits. D'autre part, nous nous sommes attaché à observer les Insectes pendant toute leur vie larvaire depuis l'éclosion jusqu'à la mue imaginaire.

Les travaux morphologiques de Viallanes, d'Hanström, de Carré; les travaux éthologiques de Koehler, de Salz, d'Alverdes, de Rease Nevin, de Vasserot; les travaux physiologiques ou électrophysiologiques de Baldus, Tonner, Mittelstaedt, Autrum, Burt et Catton; nos notes déjà publiées sur ce sujet, nous dispenseront de longs rappels.

Soulignons seulement que nos recherches ont surtout été effectuées avec les larves d'*Aeschna cyanea* Latr., *Agrion virgo* L. et *Cordulia aenea* L.

Les larves d'*Aeschna cyanea* au dernier stade de leur développement capturent des proies mobiles après un repérage visuel lointain de celles-ci; le repérage visuel s'accompagne, à proximité de la proie, d'un repérage antennaire, l'ensemble permettant l'appréciation exacte de la distance de lancement du masque.

Les larves d'*Agrion virgo* au dernier stade de leur développement capturent des proies mobiles peu éloignées après un repérage presque exclusivement mécanique; les antennes et les tarsi jouent le rôle de mécanorécepteurs, mais les premières sont dominantes.

Les larves de *Cordulia aenea* capturent des proies mobiles peu éloignées après un repérage complexe dans lequel entrent en jeu à la fois les organes visuels et les organes mécanorécepteurs des antennes, des tarsi et de la «cuiller» du masque.

Si nous comparons entre elles des larves des trois espèces dès leur sortie de l'œuf, nous aurons la surprise d'observer des comportements de capture très semblables. Les trois larves nouvelles-nées se nourrissent principalement de Protozoaires qu'elles capturent après une série de mouvements caractéristiques, la larve étant en général posée sur un support (herbe ou fond). L'approche d'un Protozoaire amène un relèvement de la tête par rapport à l'axe du corps, un rapprochement des pointes antennaires vers le plan sagittal et (tout au moins pour les larves munies de longues antennes) la formation d'un coude au niveau de l'articulation des fouets antennaires sur les pédicelles (l'ouverture du coude est ventrale par rapport à l'antenne). La détection de la proie se fait toujours à une courte distance qui n'excède jamais la longueur de la larve.

Au cours de l'ontogenèse, les comportements vont diverger pour aboutir à ceux décrits plus haut.

La larve d'*Agrion virgo* gardera toute sa vie le même comportement de détection des proies par ses mécanorécepteurs antennaires, les tarsi antérieurs acquérant petit à petit un rôle complémentaire des antennes.

La larve d'*Aeschna cyanea* gardera toute sa vie une certaine sensibilité antennaire (les larves à antennes coupées à la base réussissent difficilement leurs captures). Mais dès le 4^{ème} stade larvaire la vue joue un rôle important dans les captures. La détection se fait à distance plus grande et l'ablation des yeux diminue considérablement les possibilités de subsistance de la larve.

La larve de *Cordulia aenea* gardera également toute sa vie une certaine sensibilité antennaire, mais chez elle dès le 3^e ou le 4^e stade larvaire le comportement de capture se complique singulièrement sans qu'un organe des sens acquière la suprématie sur les autres.

Des opérations pratiquées sur les larves nous ont montré que chez celles à capture visuelle, l'ablation des yeux a des conséquences très graves sur le plan alimentaire. Mais chez celles à capture mécanique de nombreuses suppléances peuvent se produire. Si les antennes sont coupées, les tarsi antérieurs assurent la détection des proies (leur position se modifie légèrement particulièrement chez *Agrion virgo* où ils avancent et se rapprochent l'un de l'autre). On peut mettre en évidence un certain gradient de sensibilité mécanique depuis les antennes jusqu'aux tarsi postérieurs : l'excitation des pointes antennaires amène toujours une capture ; l'excitation des tarsi antérieurs également, mais à plus longue échéance et avec un relativement faible pourcentage de réussites ; l'excitation des tarsi moyens peut déterminer des captures mais après des mouvements très complexes au cours desquels la larve se tourne vers le tarse excité en balayant l'espace avec sa patte antérieure ipsilatérale ; l'excitation des tarsi postérieurs peut amener la larve à prendre des positions en boucles assez spectaculaires mais ne détermine presque jamais de captures même dans les conditions de la captivité. L'action de chacun de ces mécanorécepteurs est d'autant mieux mise en évidence que les récepteurs antérieurs ont été supprimés. Dans le cas de *Cordulia aenea*, il semble que chacun des organes mécanorécepteurs ou visuels soit insuffisant à lui seul pour déterminer une capture de la proie car toute ablation détermine une perturbation durable du comportement et souvent la mort de la larve par dénutrition. Remarquons à ce sujet que si les larves d'*Aeschna* et d'*Agrion* chassent depuis les tiges de plantes auxquelles elles s'agrippent celles de *Cordulia* chassent enfouies dans la vase avec les yeux en partie recouverts de particules de boue ; leurs autres récepteurs sont enfouis sous une faible couche de vase. Il est possible dans ces conditions que la capture ne soit déclanchée qu'après la sommation des excitations provenant de tous les récepteurs. Une larve de *Cordulia*, sortie de son milieu et placée sur le fond nu d'un cristalliseur est très agitée ; elle capture mal ; son comportement redevient normal si on la place sur un fond de vase dans laquelle elle peut s'enfouir.

Nous inspirant des recherches d'Autrum qui ont prouvé que l'électrorétinogramme des larves d'*Aeschnes* varie au cours du vieillissement et complétant les travaux de Viallanes nous avons entrepris d'étudier la morphogenèse des centres nerveux céphaliques des 3 larves précitées.

Dès l'éclosion des larves, les lobes deutocérébraux ont un volume relatif très appréciable et les voies sensorielles et motrices antennaires sont constituées ; de même, des liaisons deuto-proto cérébrales existent, en particulier avec les corps pédonculés. Cette précocité de l'établissement des voies antennaires n'est pas faite pour étonner quiconque connaît les observations relatées plus haut.

Par contre les voies optiques sont très peu développées et elles manifestent des différences assez nettes chez les 3 larves. Chez *Agrion virgo*, à l'éclosion, les yeux ne comportent chacun que 7 ommatidies dont les fibres post-rétiniennes groupées sont très longues ; elles pénètrent dans un lobe optique très petit ($\frac{1}{3}$ du volume du ganglion cérébroïde correspondant) et où l'on ne distingue que deux minuscules zones plexiformes correspondant aux médullaires externe et interne ; la lame ganglionnaire n'est représentée que par quelques neurones. Le nerf optique ne montre que deux tractus : *tractus opticus posterior* et *tractus opticus medialis* (ce dernier se rendant au corps central et aux corps pédonculés) — Ce n'est que très lentement que le nombre des ommatidies augmentera, que la lame ganglionnaire s'allongera, que se constitueront les chiasmas (3e à 5e stades) et que s'établiront les autres tractus optiques. En même temps, l'ensemble du lobe optique augmente d'importance et se rapproche de l'œil.

Ce qui nous semble intéressant à souligner, c'est que la larve d'*Aeschna* à l'éclosion montre un lobe et des voies optiques beaucoup plus développés que celles de la larve d'*Agrion* (nous tenterons l'embryogenèse de ces voies dans un prochain travail). Nous

assimilons, de ce point de vue, la larve d'*Aeschna* venant d'éclore à une larve d'*Agrion* appartenant au 3^e stade de développement, c'est-à-dire chez qui la lame ganglionnaire est discernable et le chiasma externe en voie d'établissement. La larve du 4^e stade d'*Aeschna* ressemble quant aux voies optiques à la larve du 8^e stade d'*Agrion*.

Quant à la larve de *Cordulia*, l'ontogenèse de ses voies optiques est à peu près parallèle à celle de la larve d'*Aeschna* à ceci près que ses yeux sont beaucoup moins volumineux.

En somme, nous séparons sur le plan morphologique comme nous les avons séparées sur le plan éthologique les larves d'*Aeschna* et les larves d'*Agrion*, celles de *Cordulia* occupant une position intermédiaire.

Mais un autre problème nous paraît intéressant à souligner dans le comportement de capture: c'est celui de la liaison sensori-motrice qui doit s'établir entre les organes récepteurs et les organes moteurs. Il apparaît bien que, suivant l'âge des larves de chaque espèce, ce sont les organes visuels ou les organes mécanorécepteurs (ou l'ensemble) qui joue un rôle dans la détection de la proie. Encore faut-il que les excitations produites par le déplacement de cette proie amènent la projection du masque. Or les travaux de Snodgrass ont bien montré que la projection du masque est un phénomène très particulier puisque celui-ci ne possède pas de muscles extenseurs à la base. Cette projection dépend en grande partie d'une contraction abdominale qui, augmentant la pression sanguine dans la région antérieure du corps, déploie le masque, aidée peut-être par un relâchement simultané des muscles antagonistes (on ne peut provoquer ceci artificiellement qu'en pressant sur l'abdomen d'une larve anesthésiée ou fraîchement morte).

Chez les Anisoptères (en particulier *Aeschna*) la contraction abdominale est renforcée par la contraction d'un diaphragme puissant placé entre les 4^e et 5 segments abdominaux.

Les travaux de Burt et Catton ont montré que, chez *Aeschna*, l'illumination de l'œil s'accompagne d'influx spéciaux qui parcourent toute la chaîne nerveuse. Faut-il voir là les influx nerveux chargés d'assurer au moins une partie de la coordination sensori-motrice dans le comportement de capture? Y a-t-il des influx semblables après stimulation des mécanorécepteurs? Des recherches électrophysiologiques entreprises dans le laboratoire de mon Collègue et ami le Professeur Boistel nous renseigneront à ce sujet.

En attendant, je peux donner quelques renseignements concernant les hiérarchies de centres à la suite d'opérations conduites sur les larves précitées.

Les destructions plus ou moins importantes dans un des lobes protocérébraux ou dans un des lobes optiques ne modifient les captures que chez les larves d'*Aeschna* et de *Cordulia*, mais la récupération fonctionnelle se produit en une quinzaine de jours. Soulignons qu'une destruction importante dans un lobe optique amène la densification de la pigmentation de l'œil correspondant.

La section du pont intercérébral perturbe davantage les larves d'*Aeschna* que les autres; elle provoque de violents réflexes de capture ou de recul pendant une quinzaine de jours, après quoi la larve récupère son activité normale.

Ce sont les destructions dans la chaîne nerveuse ventrale qui ont les plus graves conséquences sur le déroulement du comportement de capture; ces conséquences se manifestent surtout, à des degrés divers, par des perturbations motrices de l'Insecte.

Ainsi, des destructions dans les ganglions sous-œsophagiens produisent une atonie des larves d'Odonates. Quelques jours après l'opération, on peut obtenir de lentes réactions de l'animal, limitées en général aux crochets labiaux. Chez plusieurs larves de *Cordulia*, nous avons observé des mouvements de nettoyage à la suite d'excitation des antennes ou des tarses.

Les sections de la chaîne nerveuse au niveau thoracique amènent une suppression des mouvements coordonnés et très souvent des ruades brutales et sans ordre des diver-

ses pattes. Ces sections laissent se manifester des essais de projections partielles du masque, mais celles-ci manquent aussi de coordination avec les autres mouvements de la larve. C'est ainsi que les *Aeschnes* le plus souvent ne parviennent pas à saisir le leurre, alors que les *Cordulia* peuvent le serrer tellement fortement qu'on arrive à les soulever de l'eau. Souvent les larves ayant subi ces opérations meurent par dénutrition (ou peut-être par asphyxie, au moins chez les Anisoptères dont l'ampoule rectale ne fonctionne plus normalement).

Les sections effectuées dans la chaîne abdominale amènent le plus souvent la mort de la larve (surtout chez les Anisoptères, à cause je pense, du mauvais fonctionnement de l'ampoule rectale). Pendant le temps où elles restent en vie les larves d'*Aeschna* semblent avoir de grandes difficultés à réaliser une capture malgré de violents soubresauts abdominaux.

En somme, tout ce travail ne représente qu'une étape dans notre étude éthologique des Odonates.

DISCUSSION

Ph. S. CORBET: The three species of Odonata, on which Prof. Richard has made his very interesting and detailed observations, live in different microhabitats. *A. virgo* is the only one which consistently inhabits running water, and it is perhaps significant that the eyes play the smallest part in prey-location in this species, since it would presumably be unprofitable to be highly responsive to any moving object in such an environment. Pursuing this line of argument, I should like to ask Prof. Richard whether he has studied any species of Odonata which are benthic, but which he beneath the sediment to await their prey. It would be interesting to know the relative parts played by eyes and antennae in prey location by burrowing forms such as *Cordulegaster*, *Gomphus* or *Orthetrum*.

G. RICHARD: Je n'ai pas encore étudié toutes les espèces d'Odonates vivant près du fond, mais j'entreprendrai bientôt cette étude. Ce que je peux dire c'est qu'il n'y a pas de différence qualitatives dans la prédation de la larve d'*Agrion virgo* en eau courante ou en eau dormante; il n'y a qu'une facilitation de la capture en eau courante peut-être par augmentation du tonus de la larve.

Ph. S. CORBET: In *A. cyanea*, which locates its prey primarily visually but also with its antennae, there may be a circadian rhythm in sensory perception correlated with the circadian rhythm of locomotory activity which has been found by Paulian and Serfaty in this species. During the day, larvae are strongly thigmotactic and so would presumably locate visually, whereas during the night they walk slowly over the bottom, when they would presumably rely on the antennae for prey-location.

G. RICHARD: Il est possible qu'un tel rythme existe, mais les expériences d'ablation que j'ai pratiquées montrent que les antennes seules (vernissage ou cautérisation des yeux) ne permettent pas à la larve d'*Aeschna cyanea* de capturer aisément des proies.

CYNTHIA E. LONGFIELD: Prof. Richard has approached the subject by the antennae while I have made my observations on the eyes. The eyes of *Aeschna* are highly developed, those of the Libellulids are less well developed and those of *Agrion* are hardly developed at all. Does this not have a definite bearing on their methods of capturing their prey? Have you not found sense organs in the large antennae of the *Agrion*? And are there also sense organs in the antennae of the *Aeschna* species?

G. RICHARD: Certainement le développement des yeux a son importance, dans le mode de capture des proies. Les organes mécanorecepteurs (sensilles trichodes et organe de Johnston) sont bien développés dans les antennes de *Agrion virgo*. Bien que moins abondants, il en existe cependant un certain nombre dans les antennes d'*Aeschna* spec.

WANDERING OF ACRIDIDAE AND ITS POSSIBLE SIGNIFICANCE

J. PHIPPS

Recent work on *Paracomacris centralis* Rehn at Fourah Bay College, Sierra Leone, has indicated that females of this species begin to wander at random when the weight reaches a value corresponding to the stage of maturation at which yolk begins to be deposited in the eggs.

P. centralis is a small, rather inactive grasshopper which does not fly far when disturbed. It is found amongst the grass *Axonopus*, on which it appears to feed almost exclusively.

The area studied consists of about 100 sq. m. of fairly short grass. It was searched daily until no more specimens could be found. Both males and females were marked individually, and females were weighed each time they were caught, while recaptures of males were recorded.

Analysis of the capture-recapture data indicates that the population consisted of 15—20 females and 30—40 males. Over 80% of the estimated population was captured daily. Observations were continued for six weeks, during which time about 120 females and 150 males were marked in all.

If the weights of the females when first caught are displayed as a histogram, two peaks are apparent, one at weight of 110—119 mg., consisting of those which had become adult in the area and one at a weight of 160—179 mg., consisting of those that had immigrated into it. Considerable numbers were also first captured with weights between 180 and 220 mg.

It was also noted that native females mostly disappeared from the area studied after reaching a weight of about 160 mg. A few of these were later met with outside the area.

These results have been explained by supposing that females develop a tendency to wander at a particular stage of development of the ovaries, and that they then continue to wander at random. This conclusion was further supported by statistical analysis of the data. Males appear to wander very little, and certainly much less than females.

Dr. Haskell showed that in various species of British grasshoppers virgin females are attracted by male song. After copulation they are no longer so attracted, unless they have no opportunity of hearing male song, when the reaction reappears.

It is not yet known whether this is true also of *P. centralis*, though the males of this species sing and marked females kept in cages have been found in copula more than once, showing that more than one copulation may occur. If the same reaction to male song occurs as that found by Haskell, then random wandering by females is likely to bring them to areas not poplanted by males, when the response to male song will reappear and the females will be ready to copulate again. This mechanism may make for an effective mixing of gene complexes and prevent the species from splitting up into small discrete groups, in which much variation could occur.

The general picture of a population would thus show groups of males in habitats typical of the species, with females wandering between them and copulating successively with males in different areas.

In spite of this mechanism, *P. centralis* is a very variable species, at least in colour, some being mainly brown, others green, with various markings.

CARL W. RETTENMEYER:

Behavior, Abundance and Host Specificity of Mites Found on Netropical Army Ants

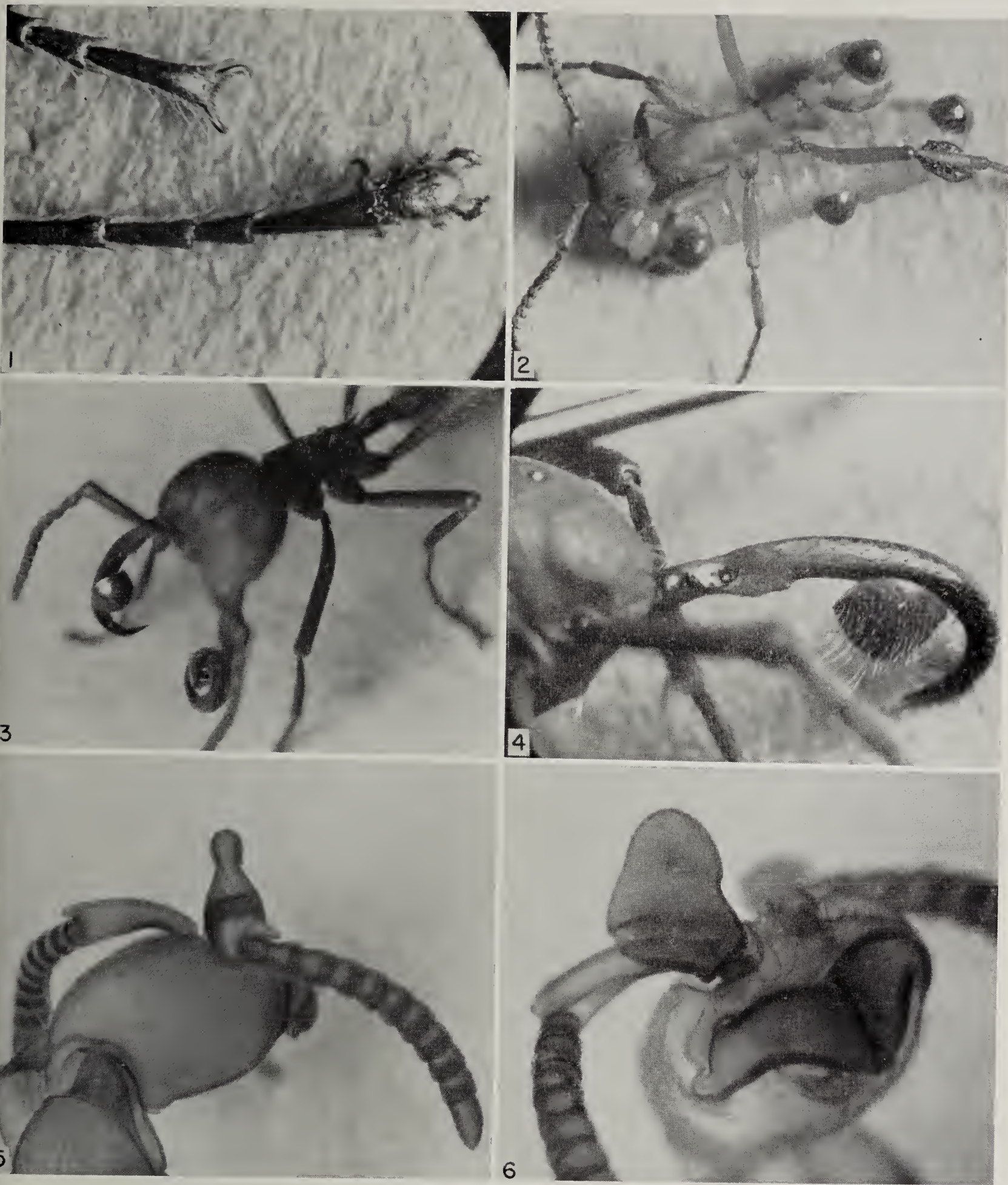


Figure 1. Hind tarsal segments of *Eciton dulcius crassinode* Borgierner showing a female macrochelid attached between the tarsal claws on the lower tarsus. — Figure 2. Intermediate worker of *Eciton hamatum* (Fabricius) with one *Planodiscus* sp. on left hind tibia and a *Circocylliba* sp. on dorsum of abdomen. Three specimens of same species of *Circocylliba* on ant larva. — Figure 3. *Eciton dulcius crassinode*, major worker with a *Circocylliba* sp. on each mandible. — Figure 4. Same species as figure 3, showing very long dorsal setae and mite's position on medial, concave surface of mandible. — Figure 5. Posterior view of *Antennequesoma* sp. on scape of large worker of *Nomamyrmex esenbecki crassicornis* (F. Smith). Photographed in alcohol (figures 1 to 4 of living specimens). — Figure 6. Same specimens as figure 5, showing mite in lateral view.

Chrotogonus senegalensis, a Pyrgomorph, is even more sessile than *P. centralis*. Some evidence of wandering by this species was obtained, though the numbers observed were small. This species is dumb, so, if a similar mechanism exists, some other means of attraction must be used.

It is very probable that larger and more active grasshoppers have the same wandering habit, but that in these the area in which a particular female may be found at one time will be larger. To detect wandering, it is essential to choose an area of suitable size.

Wandering may also be invoked to explain some effects which have previously been attributed to population pressure. When a species is very numerous, individuals are found in atypical habitats and may be numerous in such places. Population pressure is a rather meaningless concept in species which do not defend a territory. It seems more likely that the apparent spread is due to the presence of large numbers in atypical habitats, the numbers in such places being normally so small that they are not noticed.

DISCUSSION

H. BUCHLI: Has any study been made on the question whether the ♀ of one population are more attracted by ♂ of an other, and what stimuli could be involved.

In termites we have generally inbreeding, young kings and queens of the same mother colony mating. But, if ♂ or ♀ meet, what is very rare in nature, partners of another colony, they are much more attracted and excited by animals that have an other odour.

J. PHIPPS: I have not yet been able to make any observations on this but it must be considered as a possibility.

Dr. HASKELL mentioned that in his observations in Britain no differential attractiveness was noted.

E. T. BURTT: I believe wandering of adult females is found in the body louse *Pediculus humanus*.

J. PHIPPS: Thank you. This may be a widespread phenomenon.

J. D. GILLET: I was interested to hear what Dr. Phipps had to say about finding grasshoppers in unusual places during periods of population increase. We find the same phenomenon with certain species of mosquitoes in Africa. For example *Anopheles gambiae* larvae may be found inside houses in artificial containers.

SWARMING OF MOSQUITOES

H. T. and E. T. NIELSEN

Manuskript nicht eingelangt.

SUMMARY

Swarms of *Culex fatigans* Wiedemann, and a few other mosquitoes, were produced and observed in a large cage under controlled conditions of light and temperature. Males resting in darkness began to swarm at the slightest light (below 1,0 log millilux) and swarming continue as the light intensity increased, until about 4,6 lml. During the "day" the light was kept at 6,2 lml, and when it was decreased, swarming again started at 4,6 lml and continued until total darkness. The threshold is dependent to a certain degree on the rate of change of light and of the temperature. Several types of swarming flights occurred, the most prominent being kind of topswarm. Swarming persists if the change of light is halted at a level below the inhibitory threshold. If intervals between light changes are three hours or shorter, fewer individuals will swarm, the threshold of light intensity will be lower, and the duration of the swarms shorter. Motivation of swarming seems to develop earlier and slower under the influence of light changes, while the actual swarming is released within fixed levels of light intensities. The results of the laboratory experiments are discussed in relation to field observations in progress.

BEHAVIOR, ABUNDANCE AND HOST SPECIFICITY OF MITES FOUND ON NEOTROPICAL ARMY ANTS (Acarina; Formicidae: Dorylinae)¹

(See Table XVII)

CARL W. RETTENMEYER²

Many mites have been reported from the nests of ants in Europe, and to a lesser extent from other parts of the world. However, no group of tropical ants has been studied to find what myrmecophilous mites are present, how the mite species may vary from colony to colony, or how they may vary among different related hosts.

This paper gives some preliminary results of a survey of the mites associated with the army ants or Dorylinae from the Neotropical region. It is based on an examination of more than 250 preserved samples collected from 157 colonies of army ants in Panama. Additional samples were examined from approximately 50 colonies found at ten widely separated localities from Kansas to Southern Brasil. Almost one million ants or ant larvae were examined, and more than 8000 myrmecophilous mites were found. Brief observations were made on many of the living mites, but no life cycles were determined.

The Neotropical army ants are divided into two tribes and five genera. The *Cheliomyrmecini* includes one genus, *Cheliomyrmex*, with five species, all of which are extremely rare, and no mites are known from them. The *Ecitonini* includes the genera *Eciton*, *Labidus*, *Nomamyrmex* and *Neivamyrmex*. Two to nine species were examined in each of these four genera. Most of the work was concentrated on the nine most common species, but 20 species were examined. I have been able to find published records of 12 species of mites taken with *Ecitonini*. In this study over 80 new species of myrmecophilous mites were found. Since about 140 species of Neotropical army ants are known, one would expect that many more species of mites exist in these colonies.

The mites associated with the army ants can be divided into two main ecological groups, those found in the refuse deposits or "kitchen middens" of the ants and those found on the ants or in the nests. Most of the mites found in the refuse deposits appear to be scavengers on the ant booty or are predators. Most, if not all, of these mites are not considered to be myrmecophiles, and they will not be discussed further.

The myrmecophilous mites with army ants belong almost exclusively to three taxonomic groups: the *Parasitoidea* and *Uropodina* in the monogynaspid *Mesostigmata*, and the *Tarsonemini* in the *Prostigmata*. About eight families of *Mesostigmata* were found. One family, the *Macrochelidae*, includes two species which were found attached on the ends of the tarsi (see figure 1). The mites hold on solely by their mouthparts to a small membranous area between the tarsal claws. On a number of occasions, I have seen workers in laboratory nests cling to the sides of the nests or to other ants using only the hind legs of this mite. When these specimens were mounted on slides, it was found that unlike other *Macrochelidae*, in which the second pair of legs is the thickest, in the species shown in figure 1, the fourth pair of legs is the thickest. Each of two macrochelid species is restricted to a single species of *Eciton*.

Six species of *Neoparasitidae* were found; one of these is known to be parasitic on adult and larval ants. More than 170 major workers were found with one species of neoparasitid attached by its mouthparts to the small membrane between the labrum and mandible. Where two mites were found on the same major, they were most fre-

¹ Contribution number 1093 from the Department of Entomology, University of Kansas, Lawrence, Kansas.

² Present address: Department of Entomology, Kansas State University, Manhattan, Kansas. I wish to acknowledge the aid of the National Science Foundation which has supported this project and made my attendance at this congress possible.

quently on opposite sides of the mouthparts. A few ants had two on one side. Two related species of *Neoparasitidae* were taken on male ants which flew to lights. A laelaptid, *Laelaspis* sp., was also taken on males attracted to lights. Probably some transfer of these mites between colonies takes place annually at the time of male flights.

Three families of *Uropodina* are known only from *Ecitonini*: *Planodiscidae*, *Circocyllibanidae* and *Coxequesomidae* (figures 2 to 6). The first family is based on a single species, *Planodiscus sqamatim* Sellnick (1926). Ten new species of this family from six species of hosts all appear to be adapted for clinging to the legs of the ants. Several hundred specimens have been seen on ants, where they were always on the ventral surfaces of middle or hind tibiae. One specimen is shown on a hind tibia of an ant in figure 2. A raised, anterior prolongation of the dorsum fits between two ventrolateral ridges on the femur of the ant's leg when the leg is bent.

The *Circocyllibanidae* is also based on a single species, although ten new species were discovered in the course of the present study. The most common species (figure 2) also appears to be least specialized morphologically and was found on seven hosts. This is the maximum number of hosts known for any species of *Mesostigmata* from colonies of army ants. *Circocylliba* was seen frequently on queens and on the brood, but it was never attacked even when it ran over the heads or antennae of the ants. A second species of *Circocylliba* is more specialized and was found riding only on the inner surfaces of the mandibles of the major workers (figures 3 and 4). Among the polymorphic workers only the majors have the large mandibles on which this mite was found. If anything touches the mite's long dorsal setae when the ant bites an object, the *Circocylliba* shifts temporarily to the outer mandibular surface.

The concave venter and highly arched dorsum of the *Circocyllibanids* are more intensified in the *Coxequesomidae* (figures 5 and 6). This family includes mites which have apparently evolved from an ancestor similar to *Circocylliba*. They have a venter which is more concave, and the dorsal surface is more highly arched. Individuals seen on ants were all on antennae or coxae, where they seem to be held onto the ant largely by the edges of the dorsum.

The mites which are most abundant in some army ant colonies are the *Scutacaridae* and *Pyemotidae*. About twenty species of scutacarids were found; most of these cling to the ventral ridges between the coxae of the ants. The scutacarids are phoretic on the workers, whereas most of the pyemotids are probably parasitic on the adults or larvae. The pyemotids attach most frequently to the membrane behind the front coxae. When one species becomes gravid, it looks very much like the *Eciton* larvae with which it was found.

All the mites mentioned from the colony samples can be considered myrmecophiles in the broad sense, including parasites and phoretic forms. In addition, species of *Ereynetidae*, *Hypochthoniidae*, *Anoetidae* and *Acaridae* may be associated with the army ants. About 50 species of hypopi were found with the ants, but only six are suspected of having some association with the dorylines. Four acarid hypopi appear to belong to a single highly modified genus, and they probably ride on particular parts of the ant. One of these species was consistently found with one species of ant in Panama and was also found with the same species in British Guiana.

In summary, a number of generalizations can be proposed that may remain reliable when additional field work has been done. The mites which are most highly modified from their nearest free-living relatives are usually restricted to one host. Most of the myrmecophilous species ride on particular parts of the body of the adult ants, but the most specialized mites are the most restricted in their positions. Therefore, a single worker ant can be considered to be a group of ecological niches for mites. The mites to a large extent avoid competition among species by adaptation to a single location

on an ant. In spite of the large size of the ant colonies, which range from 100,000 to more than a million ants, most of the mites were found on the largest workers, and thus a much smaller number of suitable hosts is available to them. The mites were never seen to be attacked by the ants. Populations of the mites may be limited by the nomadic habits of their hosts. Although on several occasions the incidence of mites was as high as 1 mite per 10 ants, it more often was closer to 1 mite per hundred. The usual number of mites found in a colony probably would not have a serious detrimental effect on the ant population. Each species of army ant seems to have a larger number of myrmecophilous species of mites, and more specialized species of mites, than any single species of non-doryline ant.

The taxonomic relationships of the hosts are paralleled in many cases by similar relationships among the mites. However, the mites show more diversity. Where the same species of ant was sampled from widely separated localities (such as about 1,000 miles apart) the mite species were the same in a few cases, but more frequently were distinct.

Since both the Neotropical and the African doryline colonies have many species of myrmecophilous insects living with them, one would expect that in view of the mite fauna outlined here from the Neotropical species, the African species must have a similarly vast number of undescribed Acarina.

DISCUSSION

- A. E. TREAT: Are the Macrochelids of the tarsi attached by their mouthparts? What are the host species of the Macrochelids? What are the distributional relationships of these host species?
- C. W. RETTENMEYER: Each of the two species of Macrochelidae was found on a single host. The two host species, *Eciton dulcius* and *E. vagans*, are considered to be very closely related. The ranges of both species are very similar and extend from Panama or Mexico (?) to Brasil.
- K. PAVIOUR-SMITH: Could you tell us, please, what these mites were actually feeding on?
- C. W. RETTENMEYER: The uropodine mites appear to feed on material on the surface of the adult ants, and some species also are parasitic on the larvae. The Macrochelidae and Neoparasitidae are parasitic.
- H. BUCHLI: Are most of your mite species adult or nymphal forms when you find them on ants?
- C. W. RETTENMEYER: Almost all the mites found were adults and no eggs, larvae or nymphs belonging to the most numerous myrmecophilous species were found.

UNTERSUCHUNGEN ZUM PAARUNGS- UND ADOPTIONSVERHALTEN VERSCHIEDENER FORMICA-ARTEN

KARL GÖSSWALD

1. Paarungsversuche

Das Paarungs- und Adoptionsverhalten in der Ameisengattung *Formica* soll Einblick verschaffen in die Lebensformen verwandter Arten. Flügelabwurf der ♀♀ ist kein sicheres Kriterium für vorausgegangene Begattung; denn Flügelabwurf kann auch ohne Begattung bei längerer Lagerung der ♀♀ in Fangflaschen, vermutlich unter der Einwirkung von Sauerstoffmangel, erfolgen oder mittels CO₂- und N₂-Narkose herbeigeführt werden. Die Bereitschaft zum Flügelabwurf und zur Begattung im Laboratorium ist von Art zu Art verschieden; beide Gegebenheiten sind entweder gleich gut oder gleich schlecht ausgeprägt.

Keine Rasse der Wiesenameise *Formica nigricans*, syn. *pratensis* konnte im Laboratorium zur Begattung gebracht werden; hier wurde weder unter artgleichen noch artfremden und weder zwischen nestgleichen noch nestfremden Tieren Kopula erzielt.

Bei der monogynen Großen Roten Waldameise *F. rufa rufa* L. wurde Begattung nicht regelmäßig beobachtet. Dagegen geht die Begattung unter gleichen Bedingungen bei den polygynen *F. lugubris* Zett., *F. polychtena* Foerst. sowie bei einer polygynen *rufa* (Herkunft Karsbach) sowohl innerartlich wie außerartlich sehr leicht vor sich.

Außerartliche Kopulation ist zwischen *F. lugubris* und *F. polychtena* ebenso gut möglich wie jeweils innerartliche mit fast immer 100%igem Erfolg. Die männlichen Kopulationsorgane sämtlicher untersuchter *Formica*-Formen sind zu gleichartig, als daß durch den Bau dieser Organe zwischenartliche morphologische Kopulationsschranken entstehen dürften. Geographisch ist *F. lugubris* boreoalpin, *F. polychtena* ist in mittleren Breiten überwiegend Flach- und Hügellandameise, in Übergangsgebieten können beide benachbart sein. Im gleichen Areal schwärmt *F. polychtena* etwas früher als *F. rufa* und *F. nigricans*; doch gibt es Überschneidungen der Schwarmzeiten.

Zwischen *F. polychtena* und *F. rufa* kommen Kopulationen dann zustande, wenn es sich um die polygyne *rufa* handelt, und zwar zu 40%, während zwischen der mono- (bzw. oligogynen) und polygynen *rufa* selbst in 60% der möglichen Fälle Kopula festgestellt wurde.

2. Adoptionsversuche

Zu den Adoptionsversuchen seien die typischen Repräsentanten der in Frage kommenden Lebensformen gekennzeichnet. Die monogyne Große Rote Waldameise *F. rufa rufa* ist eine sozialparasitische Art. Duftdominanz befähigt das ♀, in eine Kolonie der Wirtsameise *Serviformica fusca* einzudringen und hier die ♀♀ für sich zu gewinnen, während die Königin der Wirtsameisen getötet wird. Aus der ursprünglich gemischten Kolonie wird bekanntlich eine reine *rufa*-Kolonie. Die *rufa*-♂♂ behalten die Einzahl der Königin bei, indem sie alle jungen begatteten ♀♀ töten. Die Bezeichnung Duft und Duftdominanz ist behelfsmäßig. Die Übertragung von kutikularen Ausscheidungen der ♀♀ auf ♂♂ konnte durch radiobiologische Versuche nachgewiesen werden, aber über die Natur der Duft- oder Geschmacksstoffe sind wir noch nicht im klaren. Die Intensität der Wirkung dieser Stoffe ist artspezifisch verschieden; die ♀♀ der gleichen Art wiederum besitzen, wenigstens gilt das im besonderen für monogyne Arten, unter sich differenzierte Duftqualitäten, welche die Geruchsuniform eines jeden Volkes bestimmen.

Das andere Extrem in der *Formica*-Gruppe stellt gegenüber der Monogynie die Lebensform der polygynen Kleinen Roten Waldameise *F. polychtena* dar. Die ♂♂ nehmen hier eine große Zahl, manchmal bis 5000 ♀♀ in einem Nest auf. Fortlaufende Verjüngung der unter Umständen einige hundert Nester umfassenden Kolonie durch Abspaltung neuer Tochnester ist die Regel. Diese Lebensweise mit vielen ♀♀ schließt starke Duftdominanz eines ♀ aus. Gleichwohl werden auch *polychtena*-♀♀ bei artgleichen Völkern als fremd empfunden und von den ♂♂ im Vorgelände des Nestes, auf das sie nach ihrer Begattung zulaufen, heftig angegriffen. Kräftige ♀♀, die vielleicht duftlich attraktiver sind, überstehen diese Angriffe leichter als schwache, die häufig auf der Strecke bleiben.

Die künstliche Anweisung von ♀♀ an Ableger muß entsprechend diesem natürlichen Vorgang der beginnenden Adoption außerhalb des Nestes in einem Anweisungsglas mittels allmählicher Geruchsangleichung der ♀♀ an in zunehmender Zahl zugesetzte ♂♂ vorgenommen werden. Die ♀♀ werden nach einigen Tagen mit den nunmehr angewöhnten ♂♂ aus dem Glas ins zugehörige Nest geschüttet, und zwar tief; denn frisch

angeweiselte ♀♀ laufen manchmal vom Nest weg, wenn sie nicht tief genug ins Nest eingebracht worden waren. Nach einigen Tagen des Angewöhnens im Nest selbst brechen die ♀♀ nicht mehr aus, sie laufen bei Nestwanderungen im Zuge der ♂♂ mit oder werden zusammengerollt zum neuen Nest getragen. Nach längerem Zusammengehören mit einer großen Zahl von ♂♂ im neben dem Nest eingegrabenen Anweisungsglas laufen zwar die ♀♀ größtenteils mit den ♂♂ aus dem geöffneten Glas zum Nest, manche werden zusammengerollt dorthin getragen, eine Anzahl läuft aber in die entgegengesetzte Richtung und gelegentlich kommen sogar Angriffe vor, die indessen bei weitem nicht so heftig sind wie gegen völlig geruchsfremde ♀♀. Um jedoch auch die Möglichkeit solcher Verluste auszuschließen, werden die ♀♀ mit den angewöhnten ♂♂, wie erwähnt, tief im Nest ausgesetzt und dann wird die Nestkuppel wieder verschlossen und geglättet. Wie ich bereits früher betont habe und wie von Elton bestätigt werden konnte, gelingt die Adoption allgemein bei niedriger Temperatur besser als in hoher.

In den gemischten Kolonien bezeichnen wir den Sozialparasiten, dessen Königin dominiert, als Herrenameise, die durch den Parasitismus weisellos gewordene Wirtsameise als Hilfsameise. Bleibt die Königin der Wirtsameise neben dem parasitischen ♀ am Leben, dann spricht man von Allianzkolonien. ♂♂ mit ♀ werden im Versuch als Koloniengruppen, ♂♂ ohne ♀ als ♂-Gruppen bezeichnet.

Die Große Rote Waldameise geht stets als Herrenameise aus den Versuchen hervor; sie behauptet sich in *Serviformica*-Kolonien-Gruppen, sie dominiert ferner über die Kleine Rote Waldameise *F. polychtena* und bewirkt auch die Tötung der Königinnen dieser Art; sogar die *polychtena*-♀♀ belecken, bevor sie getötet werden, die zugesetzte dominierende *rufa*-Königin, also ihre Rivalin, und die *polychtena*-♂♂ lassen nach dem Tode ihrer ♀♀ dem fremden *rufa*-♀ eine viel intensivere Pflege zuteil werden als zuvor ihren eigenen Königinnen. Untersuchungen zur Analyse der Duft- bzw. Geschmacksstoffe sind im Gang.

Im Gegensatz zur Großen Roten Waldameise werden ♀♀ der Kleinen Roten Waldameise niemals in Koloniengruppen der *Serviformica* adoptiert, sondern nur in ♂-Gruppen. In polygynen Staaten kann der Duft des einzelnen ♀ nicht so ausgeprägt sein wie in monogynen; so entspricht also die Unterlegenheit der *polychtena*-♀♀ ihren untergeordneten Duftqualitäten.

Gegenüber der polygynen *rufa* ist *polychtena* weniger unterlegen als gegen die monogyne *rufa*. In großen Mischversuchen, wobei von diesen beiden Arten je 20 ♀♀ und 10.000 ♂♂ vereinigt sind, werden zwar regelmäßig die *polychtena*-♀♀ getötet, während die ♀♀ der polygynen *rufa* am Leben bleiben; in kleinen Koloniengruppen bestehend aus 1 ♀ und 50 ♂♂ der polygynen *rufa* (Herkunft Karsbach) und 1 *polychtena*-♀ (Herkunft Werneck) wurden zunächst die ersten zwei einzeln zugesetzten *polychtena*-♀♀ getötet, aber ein drittes *polychtena*-♀ gleicher Herkunft erregt nach anfänglichen Angriffen Interesse; dieses ♀ wird gefüttert und füttert seinerseits die ♂♂. Das *rufa*-♀ schiebt auffallend oft und lange seinen Kopf unter den Hinterleib des *polychtena*-♀, sogar während einer Fütterungsszene, die dadurch nicht gestört wird. Dabei zeigt sich, daß das *rufa*-♀ deutlich größer ist als das *polychtena*-♀, sein Gaster ist glänzender; auf solche Unterschiede zwischen der Großen Roten Waldameise und *polychtena* habe ich bereits früher hingewiesen. Drei Wochen lebten beide ♀♀ mit den ♂♂ der polygynen *rufa* zusammen, dann starb das *rufa*-♀; das fremde *polychtena*-♀ lebte noch 3 Monate in der Gruppe weiter. Aus dem unterschiedlichen Verhalten der *rufa*-Kolonien-Gruppen gegen zugesetzte *polychtena*-♀♀ mag geschlossen werden, daß die Duftqualitäten der *polychtena*-♀♀ selbst verschieden sind; es handelt sich bei diesen Versuchen stets um alte, nach der Überwinterung ausgegrabene ♀♀.

Wie einerseits die Größe der fremden ♂-Gruppe bzw. in dem eben dargelegten Sonderfall die geringe Zahl von ♂♂ der Kolonien-Gruppe den Ausgang des Versuches in dem Sinne beeinflußt, daß kleine Gruppen die *polychtena*-♀♀ leichter aufnehmen als große, so wird andererseits die Erfolgsaussicht der *polychtena* mit der Zahl ihrer zugesetzten ♀♀ gesteigert.

Eine Duftrangordnung kommt besonders zur Geltung, wenn zu *polychtena*-♀♀, die in irgend einer artfremden ♂-Gruppe bereits adoptiert sind, nachträglich die arteigene Königin der Hilfsameisen, sei es die eigene oder eine nestfremde, hinzugebracht wird. Die zugesetzte alte Königin wird zunächst von den eigenen ♂♂ als geruchsfremd angegriffen, aber schließlich doch adoptiert, das *polychtena*-♀ dagegen wird bald darauf getötet.

Je mehr die ♀♀ einer Art dominieren, desto weniger sind ♂-Gruppen solcher Arten zur Aufnahme fremder ♀♀ bereit. Die *polychtena*-♂-Gruppen adoptieren leicht eine *rufa*-♀, desgleichen ♀♀ der sog. polygynen *rufa* und der ebenfalls polygynen *pratensoides* (vgl. unten!). Aber die ♂♂ der genannten Arten sind ihrerseits nur sehr schwer und oft erst durch ganz allmähliche Angewöhnung, zur Adoption von *polychtena*-♀♀ zu bringen. Unter den *Serviformica fusca*-Rassen gibt es ebenfalls mono- bzw. oligogyne und rel. polygyne. Hier gilt die gleiche Beziehung der Aufnahmebereitschaft von ♂♂ zur artspezifischen Königinnenzahl. Es ist bemerkenswert, wie die *polychtena*-♀♀ selbst ihrerseits mehr das Streben zeigen, sich bei Hilfsameisen einer polygynen Form adoptieren zu lassen, als bei ♂♂ einer monogynen Art; gegen letztere können die *polychtena*-♀♀ sich sehr heftig zur Wehr setzen, während sie sich bei ♂♂ der polygynen Arten einzubetteln versuchen.

Unbegattete *polychtena*-♀♀ können im Gegensatz zu begatteten auch in Kolonien-Gruppen von *Serviformica* aufgenommen werden. Versuche mit anderen Arten, z. B. *Epimyrma gößwaldi* (Gößwald 1930, 1933) haben gezeigt, daß erst mit der Begattung der spezifische Königinnenduft und in Verbindung damit ein Abwehrverhalten gegen andere begattete ♀♀ der eigenen Art geweckt werden. Bei *Leptothorax*, den Wirtsameisen der *Epimyrma*, werden unbegattete ♀♀, welche hier ♂-Dienste verrichten, am Leben gelassen. Auch das erwähnte Verhalten von ♂♂ der monogynen Großen Roten Waldameise *F. rufa rufa*, welche die ♀♀ aus dem eigenen Nest nach deren Begattung töten, spricht dafür, daß durch die Begattung der ♀-Duft, vielleicht in Verbindung mit anderen hormonellen Vorgängen, erst aktiviert wird.

Wie in der *rufa*-Gruppe gibt es in der *nigricans*-Gruppe neben monogynen bzw. oligogynen Formen eine sehr polygyne. Die mono- und oligogyne *nigricans* stellen ökologisch die eigentlichen Wiesenameisen dar, welche im offenen Gelände oder im Wald an sehr lichten Stellen verbreitet sind. Die von mir 1944 unterscheidene polygyne Form *pratensoides* (Gößwald 1951) wurde seither mehrfach, und zwar stets im Wald, z. T. in sehr nestreichen Kolonieverbänden, festgestellt; sie zieht nur ein einziges Geschlechtstiergelege auf, wie die Waldameisen im Frühjahr, während die übrigen Wiesenameisen zum mindesten in warmen Gegenden zum zweitenmal im Sommer Geschlechtstiere zur Reife bringen. Diese polygynen *F. nigricans pratensoides* dominieren wie die mono- und oligogynen eindeutig über *polychtena*. In allen Mischversuchen mit zahlreichen ♀♀ und einigen tausend ♂♂ beider Arten sind nach mehreren Stunden sämtliche *polychtena*-♀♀ tot, während die *pratensoides*-♀♀ leben. Auch wenn die ♀♀ beider Arten in eigenen Nestteilen der Versuchsanordnung mittels Sperrgitter, welche nur die ♂♂ passieren können, voneinander getrennt sind, werden die *polychtena*-♀♀ doch nach längerer Zeit getötet.

Wie in allen diesen Mischversuchen vertragen sich die in größerer Menge und in gleicher Zahl zusammengebrachten-♂♂, die Auslese erstreckt sich auf die ♀♀.

Nun war es wichtig noch festzustellen, wie die beiden polygynen Arten, die ihrerseits über die polygyne *polychtena* dominierten, sich untereinander verhalten würden. Bei Vereinigung von Mischkolonien Gruppen der polygynen *rufa* und der *pratensoides*, bestehend aus 20 ♀♀ und einige tausend ♂♂ beider Arten, waren binnen 24 Stunden sämtliche *pratensoides*-♀♀ tot, die ♀♀ der polygynen *rufa* lebten.

Die Entwicklung der Brut kann durch die Mischung zweier Arten beeinflußt werden. Im Freien wurden wiederholt in künstlich gemischten Nestern von *F. nigricans* als Herrenameise und *F. polychtena* als Hilfsameise das ganze Jahr über Geschlechtstiere, vor allem ♀♀, von *nigricans* aufgezogen, aber keine ♂♂. Im Laboratorium entwickelten sich zunächst auch nur Geschlechtstiere; gegen Ende der Zuchtperiode traten, wohl als Folge der doch nicht ganz vollwertigen Nahrungsverhältnisse, Zwischenformen von ♀♀ und ♂♂ mit allen möglichen Abstufungen sowie ganz am Schluß übergroße ♂♂ auf, die man ebenfalls nicht unter natürlichen Verhältnissen zu sehen bekommt. Vielleicht ist auch in natürlich gemischten Kolonien die bei sozialparasitischen Arten festzustellende Rückbildung des ♂-Standes bis zur völligen Arbeiterlosigkeit ursprünglich als Folge der ungewöhnlichen Ernährungskombination trophogen bedingt, bis sich schließlich die Arbeiterlosigkeit genetisch fixierte.

Die ♂♂ der monogynen *F. rufa* und *nigricans* sind den ♂♂ der *polychtena* in ihren trophischen Potenzen deutlich überlegen; sie ziehen sogar die fremde *polychtena*-Brut viel besser auf als die *polychtena*-♂♂ ihre eigene. Inwieweit die höheren trophischen Potenzen, die zugleich gekoppelt sind mit besserer Ausbildung der Ovariolen und längerer Lebensdauer, in Verbindung stehen mit der Duftdominanz der ♀♀ und mit der geringeren Adoptionsneigung ihrer ♂♂, muß noch geklärt werden. Die untersuchten ♂♂ von *pratensoides* haben im Durchschnitt nur über 4, die ♂♂ der polygynen *rufa* 11 Ovariolen, was sich in Übereinstimmung bringen ließe mit der dargelegten Duft- und Adoptionsdominanz der polygynen *rufa*.

Zusammenfassend läßt sich zunächst zum Kopulationsverhalten feststellen, daß ein grundlegender Unterschied zwischen allen Rassen der *F. nigricans*-Gruppe einerseits und sämtlicher *F. rufa*- und *F. polychtena*-Formen, dazu *F. lugubris* andererseits besteht, indem *nigricans* im Laboratorium auch innerartliche Begattung verweigert, während bei allen anderen untersuchten Arten sowohl innerartliche wie außerartliche Begattung möglich ist. Somit scheidet generell die ganze *F. nigricans*-Gruppe für spezielle Begattungsversuche und diesbezügliche Erwägungen aus. Immerhin darf am Rande gefolgert werden, daß die Seltenheit des natürlichen bzw. künstlich induzierten Flügelabwurfes unbegatteter ♀♀ von *nigricans* in Beziehung steht zur Begattungsverweigerung in Gefangenschaft und zur Notwendigkeit eines Ausfluges.

Bei den übrigen, miteinander vergleichbaren *Formica*-Formen ergibt sich eine Korrelation zwischen Bereitschaft zum Flügelabwurf und zur Begattung. Am geringsten ist sowohl die innerartliche wie die außerartliche Begattungsneigung wie Flügelabwurf unbegatteter ♀♀ bei der monogynen Großen Roten Waldameise *F. rufa rufa*; wie früher festgestellt werden konnte (Gößwald 1941), verweigert das geflügelte ♀ dem ♂ am Nest die Kopula. Das ♀ drängt sichtlich zum Abflug, was hier vielleicht in Verbindung steht mit der Tatsache, daß junge ♀♀ bei der Großen Roten Waldameise sofort nach ihrer Begattung getötet werden. Die ♀♀ der polygynen *Formica*-Arten dagegen werden nicht selten gleich im Nest oder auf dem Nest, in dem sie herangereift sind, begattet und anschließend dem Bestand der bereits vorhandenen Königinnen einverleibt.

Mono- und Polygynie bedingen noch weitere Reaktionsfolgen: Monogynie hat Duftdominanz der ♀♀ und zugleich geringere Adoptionsneigung der ♂♂ zur Folge. Polygynie ist selbst nur möglich bei mäßiger Duftausprägung. Duftüberlegenheit erleichtert, die Duftunterlegenheit erschwert den ♀♀ die Adoption, wenn wir von

dem Fall der Allianzkolonien absehen (Gößwald 1951). Die Anwesenheit einer duftdominanten Königin macht die Aufnahme fremder, duftunterlegener ♀♀ unmöglich. Die ♀♀ duftunterlegener polygyner Arten sind zur Aufnahme fremder ♀♀ mehr geeignet als ♀♀ monogynen Arten. Unter den polygynen Arten selbst sind die Verschiedenheiten des Dufranges und der Affinität zur Adoption weniger von Bedeutung.

Wenn wir die systematische Stellung, die natürliche Lebensweise und die im Versuch erzielte Verhaltensweise der einzelnen *Formica*-Formen vergleichen, dann ergibt sich, daß die Differenzierung in monogyne und polygyne Lebensformen sich analog in verschiedene Arten-Gruppen vollzogen hat. Gleiche Lebensformen fremder Arten können sich bezüglich ihrer wechselseitigen Begattungs- und Adoptionsaffinität näher stehen als extrem verschiedene Lebensformen der gleichen Art. So bestätigt sich auch in diesem Zusammenhang die bereits früher betonte Bedeutung der Königinnenzahl für die Verhaltensweisen der Ameisen.

L I T E R A T U R

GÖSSWALD, K.: Die Biologie einer neuen Epimyrmart aus dem mittleren Maingebiet. Z. f. wiss. Zool., 136, 464—484 (1930). — GÖSSWALD, K.: Weitere Untersuchungen über die Biologie von Epimyrmart gößwaldi Men. und Bemerkungen über andere parasitische Ameisen. Z. f. wiss. Zool., 144, 262—288 (1933). — GÖSSWALD, K.: Rassenstudien der Roten Waldameise *Formica rufa* L. auf systematischer, ökologischer, physiologischer und biologischer Grundlage. Z. f. angew. Entomol. 28, 62—124 (1941). — GÖSSWALD, K.: Versuche zum Sozialparasitismus der Ameisen bei der Gattung *Formica* L. Zool. Jahrb., Abt. Syst. 80, 533—582 (1951 a). — GÖSSWALD, K.: Zur Biologie und Morphologie einer neuen Varietät der Kleinen Roten Waldameise *Formica minor pratensisoides*. Z. f. angew. Entomol. 32, 433—457 (1951).

D I S K U S S I O N

J. BETREM: Ist Nachkommenschaft aus einer Kreuzung von *F. polychaeta* und *F. lugubris* bekannt?

K. GÖSSWALD: Ableger von *Formica polychaeta* mit angeweiselten jungen ♀♀, die von *lugubris*-♂♂ begattet worden waren, wurden ausgesetzt. Die Zuchtergebnisse sollen vor der Auswertung durch mehrfache Wiederholungen nachgeprüft werden.

F. KNOLL: Was weiß man über die Duftwirkung im natürlichen Nest und in Versuchsgläsern und über Fern- und Nahwirkung des Duftes (Duftkomplexes)?

K. GÖSSWALD: Untersuchungen zur Duftwirkung bei Ameisen sind im Gang. Der Duft des Volkes geht vom ♀ aus. Der Faktor Nestmaterial, auch der Unterschied Naturnest oder Formikarium ist bei den bisher beobachteten Arten — falls überhaupt wirksam — von sehr untergeordneter Bedeutung. Die Wirkung durch im Volk zirkulierende Duftstoffe erstreckt sich auf die allernächste Umgebung des Individuums. Der Duft wird überwiegend bei Berührung mit den Fühlern wahrgenommen.

Besondere Beachtung ist den durch Geschmack wahrnehmbaren Stoffen zu schenken, vor allem bei sozialparasitischen Arten, deren Duft, bzw. Geschmack über den der Wirtsameisen dominieren kann; parasitische ♀♀, die sich mit den ♀♀ der Wirtsameisen alliieren (Fall *Teleutomyrmex*), entbehren der „Duftdrüse“.

MATING BEHAVIOUR AND ITS HORMONAL CONTROL IN AN INSECT

FRANZ ENGELMANN

Albert Einstein College of Medicine, New York 61, N. Y.

Manuskript nicht eingelangt.

S U M M A R Y

In *Leucophaea maderae*, as in many cockroach species, the normal mating behavior consists of a sequence of mutual activities between the sexes. The male is aroused by olfactory stimuli from the female. The excited male then exposes the tergal gland on which the female will feed. During the feeding the male attempts copulation (Roth and Willis, 1956). It was observed in our laboratory that females, regardless of age, will accept the courting males only when the largest oocytes in the ovaries measure 0,94 to 1,40 mm (73 animals). Fully grown oocytes have a length of 4,5 to 5,0 mm. This means that the corpora allata of the female been have moderately active at the time of mating. Castration of the females did not affect their responsiveness. On the other hand, among allatectomized females only about 30% responded to courting males (77 animales) within the test period of 26 days after emergence. Ninety per cent of the control females had mated at that time (156 animals). Reimplantation of active corpora allata into 22 allatectomized females which had not previously mated resulted in mating within a few days (88%). From these observations one might conclude that a certain low titer of corpus allatum hormone conditions the female to respond to the courting male. Apparently a high titer of the hormone does not cause the female to accept a male. Those females never mated even with ready access to males.

FEEDING AND MATING, AND THEIR INTERRELATIONSHIP IN THE INSECTIVOROUS CERATOPOGONINAE (Diptera)

J. A. DOWNES

Entomology Research Institute, Canada Department of Agriculture, Ottawa

Manuskript nicht eingelangt.

S U M M A R Y

The females of insectivorous Ceratopogoninae (typical genera: *Ceratopogon*, *Stilobezzia*, *Clinobelea*, *Palpomyia*) feed on small insects that are captured in flight. The prey is almost always the male of species of Nematocera and Ephemeroptera, and it is frequently, and probably typically, captured in the male swarms (mating swarms) that are so often produced in these groups. Such swarms are formed near, and are controlled by, visible landmarks. At least in many genera the prey of the female also includes the male of her own species, captured in the specific male swarms, under these circumstances, capture of the male by the female, as prey and capture of the female by the male, as mate, take place simultaneously. During mating the female pierces the male through the head and injects salivary enzymes; the male is ultimately reduced to a brittle cuticle that breaks away except for the terminalia, which may adhere for some time. The female, as in other Nematocera of less dramatic feeding habits, finds the specific mating swarm probably by responding to the same landmarks as do the males. But whereas, e. g., *Culicoides* hunts for its food by quite other means, these insectivorous females hunt by responding to landmarks of the kind that are used also and originally in connection with mating. They thus reach, perhaps almost indifferently, the male swarm of their own or another species and proceed to capture prey.

EXPERIMENTAL CONTROL OF EAR CHOICE IN THE MOTH EAR MITE

ASHER E. TREAT
The City College of New York

The mesostigmatid mite *Myrmonyssus phalaenodectes* Treat (1954) colonizes only one ear of its noctuid hosts, leaving the other ear unoccupied and undamaged. By sparing one ear the mite preserves in part the moth's best means of detecting insectivorous bats. The selective advantage of this behavior is suggested in another paper (Roeder and Treat) presented at this Congress.

The unilaterality of moth ear mite colonies is not an accident or a collection artefact but the result of a distinctive form of species behavior. This has been shown (Treat, 1957) by exposing moths to simultaneous invasion by ten or more mites, with the invariable result that a compound colony develops in either the left or the right ear but not in both. The behavior of invading mites on intact, unrestrained, and unanesthetized moths has been described previously and is the subject of a motion picture film presented herewith. The present paper reports experiments testing certain factors which could influence the direction taken by the mites at the critical point where the "choice" of sides is made.

As shown in the film the critical point or "crossroad" is on the tergum of the first abdominal segment, midway between the two ears. In many moths including those of the host species this area is marked by a tuft of erect hairs which protrude from between the inner margins of the folded wings when the moth is at rest. Thence the path to either ear leads transversely under the resting wing margin for a distance of only 1 or 2 millimeters. The transverse path is sparsely hairy and is floored with small scales. It ends at the orifice of the countertympanic cavity just dorsal to the external tympanic recess.

On an intact and previously mite-free moth the direction taken by the first mite from the crossroad is unpredictable. After some probing among the hairs of the anterior abdominal tuft, the mite moves under one or the other wing margin and disappears. From time to time she may revisit the crossroad area and push about among the hairs, returning finally to the side first chosen. Only rarely has a mite been seen to visit the ear opposite that of her first and usually final choice. Succeeding mites take the same direction from the crossroad as that of the first invader, and like her with rare exceptions never visit the opposite side. It is this behavior which leads to the formation of unilateral colonies.

What cues affect the route of secondary invaders? Are the mites themselves endogenously right or left-handed? Is the moth in some way asymmetrical? Does the continued presence of the first mite serve to guide the others? Or does the first invader leave a cue or trail of some kind, and if so is it physical or chemical? Previous work has made the first two of these possibilities seem unlikely and subsequent observations confirm this impression. It has also been shown that neither artificial perforation of the tympanic membrane nor contamination of the tympanic recess with fecal material from old colonies will consistently attract or repel the mites. Experiments were therefore planned to test the conjecture that a trail of some kind is followed.

To determine whether the continued presence of the first mite is required to guide subsequent invaders, a single mite was placed on the collar of a previously mite-free moth and allowed to settle in the ear of its "choice". After an interval which varied in different experiments from 1 to 24 hours, the initial mite was removed from the

ear. Then, either at once or up to 12 hours later, a second mite was placed on the collar. In all but one of 16 such experiments the secondary invaders settled in the ear that had been occupied and vacated, the exception being that in which the first mite had been allowed the shortest period of residence.

On the supposition that these mites had followed some kind of trail, an attempt was made to obliterate any such trail by partly denuding the crossroad and transverse path on the occupied side of an infested moth, and thus to divert secondary invaders from an established colony. The attempt did not succeed; the newcomers found the established colony despite the experimental denudation. The same denudation procedure was next applied to a previously mite-free moth which was then allowed to become infested. Surprisingly, the mites settled on the denuded side.

Had the disturbance of the host's vestiture in itself furnished the directional cue? To test this possibility 14 moths were prepared by partial denudation of the transverse path and crossroad area on one side. The moths were held with light, self-closing forceps by their upraised wings while a clean, blunt metal or wooden probe was used to stroke one side of the first abdominal tergum. In this way many though not all of the hairs and some of the scales were removed without obvious damage to the thin surface cuticle. The moth was then released in an observation dish, and upon its coming to rest a mite was transferred to its collar region. In every instance the mite settled in the ear of the disturbed side. Mere pricking of the abdominal cuticle was ineffective.

These results make it necessary to consider the possibility that the direction taken by secondary invaders upon reaching the crossroad is determined simply by the mechanical disturbance created previously by the first mite to arrive. If this is the case it should be possible to divert a second comer from the path of the first by making a greater disturbance of vestiture on the opposite side. Eight experiments of this kind were undertaken. In two instances the mites left the host without damaging either ear; in two the mites visited both ears but finally settled in the ear previously occupied; in four the mites followed the prepared path and produced bilateral infestations by settling and ovipositing in the ear opposite to that already parasitized.

Nevertheless, the suggestion of a physical trail is not acceptable, for the experimental denudation, however carefully performed, produces a far more drastic effect than anything done by the mites in this region. The closest scrutiny under the binocular microscope after the passage of a mite usually reveals no appreciable difference between the two sides of the host, and in any event it is most unlikely that any mere displacement of vestiture could outlast the first subsequent flight of the moth. Though no firm conclusion is yet possible, the facts suggest that from the crossroad to the ear the first mite takes the course of least mechanical resistance, leaving either then or on subsequent visits to the crossroad a chemical and perhaps also a temporary physical trail which is followed by such mites as may arrive later. Experimental denudation provides a conflicting stimulus which may outweigh previous cues.

REFERENCES

- ROEDER, K. D., and TREAT, A. E.: The acoustic detection of bats by moths. *Proc. XIth Int. Cong. Entom.* (In press; complete reference can be supplied by the editor). — TREAT, A. E., 1954: A new gamasid (Acarina: Mesostigmata) inhabiting the tympanic organs of phalaenid moths. *Jour. Parasitol.* 40, 619—631. — TREAT, A. E., 1957: Unilaterality in colonies of the moth ear mite. *Jour. New York Entom. Soc.* 65, 41—50.

DISCUSSION

- K. GÖSSWALD: Is it not probable that the reason for your finding no bilaterally infested moths is that such insects would be killed quickly by their predators?
- A. E. TREAT: It is probably true that they would be easily captured, but when several mites are allowed free access to a moth in the laboratory, they invariably settle in one ear only.

P. H. CHRISTENSEN: How many mites have you observed in a single ear? Have you observed that the moth will die when there are many mites?

A. E. TREAT: As many as ten or twelve fertile females may occupy a single ear. A mature colony may comprise 50 mites and as many eggs. The moth does not appear to die as a direct result of the mites, although its life may be somewhat shortened.

K. BAKKER: It is not likely that the mites leave a chemical trail?

A. E. TREAT: I think it is quite possible, although I have not been able to detect any chemical substance secreted by them.

R. E. BEER: What is the geographical distribution of this mite?

A. E. TREAT: It has been found in museum material from North, Central, and South America, the West Indies, Hawaii, Formosa, the Philippines, Australia, New Guinea, Central China, and Rhodesia.

DIE TÄTIGKEIT DES ODYNERUS SPIRICORNIS SPIN. (Hym.)

L. MÓCZÁR, Budapest

Manuskript nicht eingelangt.

A REMARKABLE METHOD OF PRAY TRANSPORT IN THE PHILANTHINE DIGGER WASPS

G. O. EVANS

Manuskript nicht eingelangt.

BIOLOGIE UND BRUTFÜRSORGEVERHALTEN VON COPRIS LUNARIS L.

MANFRED TEICHERT

Institut für landwirtschaftliche Zoologie und Haustierkunde in Halle/Saale

Um die Jahrhundertwende beschrieb als erster der französische Forscher J. H. Fabre in seinem Werk „Souvenirs Entomologiques“ in den Grundzügen auch die Biologie von *C. lunaris* L. und *C. hispanus* L. Spaney hat vor dem zweiten Weltkrieg in Dalmatien ergänzende Freilandbeobachtungen und anschließend mit v. Lengerken Zuchtversuche an den genannten Arten durchgeführt. Ihre wertvollen Ergebnisse fanden in mehreren Publikationen ihren Niederschlag. Angeregt durch zwei Korsika-Exkursionen im Jahre 1952 befaßte sich E. Rommel erneut mit diesen coprophagen Lamellicorniern. Sie hat systematische, tiergeographische und ökologische Untersuchungen an *C. hispanus* durchgeführt.

Auf einer Studienreise in den Kaukasus im Jahre 1957 hatte ich Gelegenheit, meine ersten Freilandbeobachtungen an *C. lunaris* L. zu tätigen und gleichzeitig eine große Anzahl Käfer zu sammeln.

Mit diesem Material wurden in den Jahren 1958/59 Zuchtversuche durchgeführt. Dabei kam es mir vor allen Dingen darauf an, die bisher nicht bekannte Anzahl der Larvenstadien und ihre Entwicklungsdauer zu ermitteln.

In Terrarien und Zuchtkäfigen haben die Käfer fast ohne Ausnahme ihre Brutbauten angelegt. Die daraus entnommenen Brutbirnen wurden danach in künstlichen Krypten in einem Thermostaten bei konstanter Temperatur von + 30°C aufbewahrt. Die dabei gewonnenen Resultate fand ich z. T. 1959 bei Freilandbeobachtungen in Albanien an *Copris* bestätigt.

Nach Fabre ist bei *C. hispanus* in den Monaten Mai und Juni die Eiablage zu beobachten. In dem gleichen Zeitraum wird auch *C. lunaris* in seinen Heimatgebieten zur Fortpflanzung schreiten. Im Jahre 1957 habe ich in der Zeit vom 20. bis 25. Juni in dem Gebirgsdorf Teberda/Westkaukasus bereits L₃ und Puppen dieser Spezies gefunden.

Unter den klimatischen Bedingungen Mitteldeutschlands begannen in den Jahren 1958/59 im Zuchtversuch die Weibchen mit der Brutbautätigkeit allerdings erst Ende Mai, sie erreichte im Monat Juni ihren Höhepunkt und wurde um den 10. Juli beendet.

Ebenso wie Rommel bei *C. hispanus* konnte auch ich Pärchen von *C. lunaris* gemeinsam in der Krypta beim Dungbrot antreffen. Wie bei anderen Coprophagen unterstützt das *Copris*-Männchen sein Weibchen bei der Brutbautätigkeit (z. B. Ausschachten der Krypta und Dungeintragen).

Das Weibchen legt die Krypta an, das Männchen transportiert im Gang den Boden an die Oberfläche. Dieser wird in Form eines kleinen Erdhügels dicht neben dem Kothaufen abgelagert. Ein solcher Erdauswurf wurde einmal in lufttrockenem Zustand gewogen. Er ergab ein Gesamtgewicht von 249,5 g. Nach Beiseiteräumen des emporgeschafften Erdbodens bemerkt man einen offenen Gang, der schwach gekrümmt nach unten in die Krypta führt. Diese befindet sich nach meinen Beobachtungen in 8—17 cm Tiefe. Die Höhe der Bruthöhlen schwankt zwischen 4 und 7 cm. Ihre Länge bzw. Breite beträgt 5—8 cm. Dieser Hohlraum wird von den Eltern mit Dung angefüllt, woraus das Weibchen ein ovales Dungbrot formt. Danach bleibt zwischen Kryptawand und Dungballen ein kleiner Hohlraum, der dem Weibchen das Umherlaufen auf dem Dungbrot gestattet. Einige Maße und Gewichte sind aus folgender Aufstellung ersichtlich.

Dungbrote von <i>C. lunaris</i> L.			
Länge	Breite	Höhe	Gewicht
cm	cm	cm	g
8,6	4,6	3,0	73,5
9,0	5,0	3,5	89,5
8,0	5,5	3,2	99,5
7,5	6,3	5,0	184,0
Dungbrote von <i>C. hispanus</i> L.			
7,5	6,8	5,0	155,0
11,3	8,0	6,5	294,0
10,5	9,5	7,0	342,0
10,5	9,5	7,0	392,0

Anschließend formt das Weibchen aus dem Dungbrot mehrere Brutbirnen. Nach v. Lengerken befinden sich in einem Brutbau bei *C. lunaris* im Durchschnitt 7—8 Brutbirnen, maximal 13. In meinen Zuchtversuchen befanden sich meistens nur 3 Brutbirnen je Brutbau, minimal 2 und maximal 5.

Die Höhe der ausgegrabenen Brutbirnen schwankt zwischen 28 und 42 mm. Ihre durchschnittliche Höhe beträgt 35,7 mm. Auch in der Breite sind beträchtliche Unterschiede erkennbar — 25 mm wies die kleinste und 35 mm die größte Brutbirne auf. Die durchschnittliche Breite beträgt 32,2 mm.

Tabelle 1.

Brutbirnen von *C. lunaris* L.

	Höhe mm	Breite mm	Gewicht g	Eikammer		Eier	
				Länge mm	Breite mm	Länge mm	Breite mm
Minimal	28	25	15,0	8,5	5,5	5,32	3,65
Maximal	42	35	31,5	9,0	8,0	6,40	4,20
Durchschnitt	35,7	32,2	23,25	—	—	—	—

Ausgegrabene Brutbirnen wogen 15,0—31,5 g. Ihr durchschnittliches Gewicht beträgt 23,25 g. In dem oberen Teil der Brutbirne befindet sich die Eikammer, deren Maße aus Tabelle 1 ersichtlich sind. In allen Fällen ist sie so geräumig, daß eins von den 5—6 mm langen und 3,6 bis 4,2 mm breiten Eiern darin bequem Platz findet.

Interessant ist die Tatsache, daß es die Weibchen verstehen, das Dungbrot so aufzuteilen, daß mehrere Brutbirnen von annähernd gleicher Größe und fast gleichem Gewicht entstehen. Deutlich war dies an 5 Brutbirnen erkennbar, die am 14. 7. 1958 einer Krypta entnommen wurden. Sie wiesen folgende Maße und Gewichte auf:

	Höhe cm	Breite cm	Gewicht g
1.	3,86	3,53	31,5
2.	3,83	3,36	26,5
3.	3,89	3,16	25,5
4.	3,89	3,52	30,5
5.	3,85	3,35	26,5
			Gesamtgewicht 140,5 g

In der Höhe stimmen die Brutbirnen fast überein, größere Abweichungen zeigen sich in der Breite, wodurch die kleinen Gewichts differenzen entstanden sind. Nur selten sind geringfügige Überreste des Dungbrotes in der Krypta zu finden. Manchmal kommt es allerdings auch vor, daß das Dungbrot für die Herstellung der letzten Brutbirne nicht mehr ganz ausreicht. Dies scheint bei folgendem Brutbau der Fall gewesen zu sein:

Brutbirnen			
	Höhe	Breite	Gewicht
	cm	cm	g
1.	3,7	3,5	23,5
2.	3,5	3,1	20,5
3.	2,8	3,0	15,0

Um Mißverständnissen vorzubeugen, seien an dieser Stelle die v. Lengerken geprägten Begriffe „Brutfürsorge“ und „Brutpflege“ nochmals kurz erläutert. In all den Fällen sprechen wir von Brutfürsorge, wo die providenten Handlungen der Eltern sich auf den Schutz der Eier, Larven oder deren Nahrung erstrecken. Findet darüber hinaus eine direkte mütterliche Pflege der Eier und Larven statt, sprechen wir von Brutpflege.

Nach Fabre sind die *Copris*-Weibchen über die umfangreichen Brutfürsorgemaßnahmen hinaus auch noch dazu befähigt, von verschimmelten Brutbirnen das Pilzmyzel zu entfernen. Reuter (1913) nimmt auf Grund dieser Tatsache an, daß das Muttertier während der postembryonalen Entwicklung seiner Nachkommenschaft sich von dem Pilzmyzel ernährt. In meinen Zuchtversuchen mit *C. lunaris* kam es nicht zur Verpilzung der Brutbirnen.

In den Brutbirnen der künstlichen Krypten entwickelte sich die Brut auch ohne Anwesenheit des Weibchens normal bis zur Imago. Rommel vermutet, daß bei *C. hispanus* die Brutpflege sich daraus entwickelt hat, daß die Muttertiere auf die Anlage einer eigenen Übersommerungshöhle verzichten und die heiße Jahreszeit über in der Krypta verweilen. Für *C. lunaris* möchte ich ebenfalls das Gleiche annehmen. Ob man in diesem Fall von Brutpflege in dem eben dargelegten Sinne sprechen kann, soll noch bei weiteren Versuchen geklärt werden.

Literaturangaben zufolge haben die *Copris*-Arten eine Embryogenese von verschiedener Dauer. Da Temperaturangaben fehlen, kann die unterschiedliche Entwicklungszeit der Embryonen und der präimaginalen Stadien auch von Temperaturdifferenzen abhängen.

Nach Spaney beträgt die Embryonalentwicklung bei *C. hispanus* 8—12 Tage. Dagegen gibt Fabre 15—20 Tage an. Bedeutend schneller verläuft die Embryogenese bei *C. remotus* Lec. Sie ist nach den Angaben von Lindquist (1935) bereits nach 5—10 Tagen abgeschlossen.

In 5—10 Tagen, bei einer Temperatur von 25—30°C, hat nach eigenen Beobachtungen auch *C. lunaris* seine Embryonalentwicklung beendet.

Spaney und v. Lengerken konnten in ihren Zuchtversuchen nicht die Zahl der Häutungen bei *Copris* feststellen. Deshalb wurde dies von mir als wichtige Fragestellung behandelt. Meine Zuchtversuche mit *C. lunaris* ergaben folgende Resultate:

Tabelle 2.

Zahl der Larvenstadien und Kopfkapselbreite von *C. lunaris* L.

Larvenstadium	Kopfkapselbreite	Durchschnitt	Schwankungsbereich	Differenz max.-min. zw. 2 Stadien	durchschn. Zunahme der K.K.-Breite
L ₁	2,75—3,04 mm	2,91 mm	0,29 mm	L ₁ :L ₂	L ₁ :L ₂
L ₂	3,56—3,89 mm	3,77 mm	0,33 mm	0,52 mm	0,86 mm
L ₃	4,41—4,88 mm	4,65 mm	0,47 mm	L ₂ :L ₃	L ₂ :L ₃
				0,52 mm	0,88 mm

Durch Kopfkapselmessungen und das Auffinden der abgestreiften Exuvien konnten drei Larvenstadien nachgewiesen werden.

Wie aus Spalte 4 ersichtlich, ist bei der L₁ die Variationsbreite am geringsten. Sie steigt an über die L₂ zur L₃, bei der sie mit 0,47 mm am größten ist. Die durchschnittliche Zunahme der Kopfkapselbreite von der L₁ zu L₂ beträgt 0,86 mm und die von der L₂ zur L₃ 0,88 mm.

Dem Erdboden entnommene Brutbirnen wurden bei einer konstanten Temperatur von +30°C in einem Thermostaten aufbewahrt. Dabei konnte folgendes Ergebnis erzielt werden:

Tabelle 3.

Dauer der Larvenentwicklung von *C. lunaris* L. bei + 30°C

L ₁	3—4 Tage
L ₂	3—5 Tage
L ₃	20—23 Tage

Während ihrer Entwicklung fressen sich die Larven von der Eikammer nach unten, zum Mittelpunkt der Brutbirne.

Da v. Lengerken eine ausführliche Schilderung der Verhaltensweise der Larven in der Brutbirne gab, kann in diesem Zusammenhang auf eine erneute Beschreibung verzichtet werden.

Die L_3 richtet sich gegen Ende ihrer Entwicklung in der Brutbirne zur Verpuppung ein. Ihre Exkremente streicht sie mit der Analplatte an dem Innenraum der Fraßhöhle glatt, so daß eine ovoide Puppenhöhle ohne jegliche Unebenheiten entsteht.

Bei einer Temperatur von $+30^\circ\text{C}$ beträgt die Puppenruhe von *C. lunaris* 14—16 Tage. Bereits 45 Tage nach der Eiablage schlüpfen die ersten und 13 Tage später die letzten Imagines, die erst nach 10—12 Tagen Aufenthalt in der Brutbirne die feste Außenwand durchbrechen. Nur kurze Zeit halten sie sich in der Krypta auf. Das Ektoskelett hat sich inzwischen genügend gehärtet, die juvenilen Käfer sind nun in der Lage, sich selbst einen Weg zur Erdoberfläche zu bahnen. Anschließend begeben sie sich auf Nahrungssuche. Unter frischen Kothaufen gräbt jede Imago für sich eine etwas kleinere Krypta als die Bruthöhle. Diese wird mit Dung angefüllt, wovon das Insekt mehrere Tage zehrt. Im vergangenen Jahr konnte ich bereits Ende August—Anfang September in Albanien, in der Umgebung von Durres, eine große Anzahl Jungkäfer von *C. lunaris* und *C. hispanus* in ihren 8—15 cm tiefen Nahrungshöhlen beim Reifungsfraß antreffen.

L I T E R A T U R

FABRE, J. H., 1912: Souvenirs Entomologiques, Paris. — FABRE, J. H., 1914: Bilder aus der Insektenwelt. Stuttgart. — v. Lengerken, H., 1951: Zur Brutbiologie des Spanischen Mondhornkäfers (*Copris hispanus* L.) Biol. Zentralbl., 70, 418. — v. Lengerken, H., 1952: Der Spanische Mondhornkäfer und seine Verwandten. Die Neue-Brehm-Bücherei, H. 58. — v. Lengerken, H., 1954: Die Brutfürsorge- und Brutpflegeinstinkte der Käfer. 2. Aufl. Leipzig. — Lindquist, A. W., 1935: Notes on the habits of certain coprophagous beetles and methods of rearing them. U.S. Dep. Agricult., Circul. 351. — Reuter, O. M., 1913: Lebensgewohnheiten und Instinkte der Insekten bis zum Erwachen der sozialen Instinkte. Berlin. — Rommel, E., 1956: Systematische, tiergeographische und ökologische Untersuchungen an *Copris hispanus* L. (Koleopt.). Rommel, E., 1961: Ernährungsbiologie und Brutfürsorgeverhalten des Spanischen Mondhornkäfers *Copris hispanus* L. (Coleopt. Scarab.) Biol. Zb. 80, 327—346. — Teichert, M., 1959: Die bodenbiologische Bedeutung der coprophagen Lamellicornier. Wiss. Z. Univ. Halle, Math.-Nat., 8, 879—882.

LES RELATIONS ENTRE LA COLONIE MATERNELLE ET LES JEUNES IMAGOS AILÉS DE RETICULITERMES LUCIFUGUS (Rhinotermitidae)

HARRO BUCHLI

Die Arbeit erscheint in „Vie et Milieu“ 1961, Heft 3.

OBSERVATIONS PRÉLIMINAIRES SUR LE RYTHME D'ACTIVITÉ ET LA BIOLOGIE DE NEMESIA CAEMENTARIA LATR.

HARRO BUCHLI

Die Arbeit erscheint in „Vie et Milieu“ 1961, Heft 2.

SEKTION VI

PHYSIOLOGIE

UND EXPERIMENTELLE ÖKOLOGIE

THE TRACHEAE AND TRACHEOLES OF INSECTS

V. B. WIGGLESWORTH

Department of Zoology, University of Cambridge

In recent years the development of methods for injecting the tracheoles, together with newer methods of staining such as the use of osmium and ethyl gallate, and the use of the electron microscope, have led to a number of advances in our understanding of the breathing tubes of insects.

The structure of tracheae and tracheoles

A comparison of the tracheal lining with the outside cuticle has provided the explanation of the formation of the spiral thread or "taenidium". When the new cuticle of the *Rhodnius* larva is first laid down it appears as a smooth membrane. This membrane then expands (perhaps as the result of the inhibition of water from the "moulting fluid" in which it is bathed) and it becomes pleated, falling naturally into star-shaped folds like those in the skin which appears at the surface of hot milk (Wigglesworth, 1933).

The same change can be seen to occur in the newly formed trachea. When first laid down this is no larger than the old trachea; but then it expands and its diameter is much increased. The expansion takes place in all directions, and the extension in the long axis of the trachea causes the new cuticle to be thrown into folds which run around the circumference and usually take a spiral course. These folds produce a deep groove in which a firm cuticular substance is deposited to form the spiral thread. Since the groove is produced by purely physical forces it runs a continuous course around the trachea with no constant relation to the underlying cells (Wigglesworth, 1954).

This process of expansion and folding has recently been studied in detail by my colleague Dr. Michael Locke. He was particularly concerned to see whether it was possible to predict the frequency of the folds from simple physical or engineering principles. As Locke points out, the buckling of a cylinder as it expands against resistance in the long axis is comparable with the buckling that occurs in a cylinder that is subjected to uniform axial compression. Timoshenko worked out an expression from which the buckling frequency under these conditions can be predicted. Locke showed that if the various measurements on the tracheal wall obtained with the electron microscope are inserted into this formula, the frequency of buckling inferred from the theory agrees closely with the observed values (Locke, 1958).

When the tracheal tubes have been reduced to a diameter of 1.5—2 microns, they end abruptly by breaking up into two or more tracheoles which appear to have smooth

walls. Each tracheole is formed within the body of an exceedingly slender elongated cell which may be up to 300—400 microns in length, with the nucleus about one third of the way along. The tracheole is usually about 0.8 microns in diameter where it arises from the trachea; it gradually tapers to end in a rounded tip measuring about 0.1 microns or less.

Although the tracheoles appear smooth at the highest powers of the light microscope, when examined with the electron microscope they are seen to have transverse folds (Richards and Anderson, 1942). These do not run a spiral course but are annular in form, as indeed they are in the smallest tracheae. Their frequency can be predicted in the same way as the buckling frequency of the tracheae (Locke, 1958).

In spite of the fact that the tracheoles have folded walls like the tracheae there is a very definite distinction between the two structures as studied in the epidermis of *Rhodnius*. The tracheal system grows like a plant. At each moult a new trachea grows out from the end of the existing trachea and terminates in two or more tracheoles. Each trachea thus shows a series of nodes, each of which is indicated by the presence of tracheoles which were the terminal tracheoles at an earlier instar (Wigglesworth, 1954).

During moulting the lining of the old trachea is shed; but the linings of the existing tracheoles are not shed — apart from the short segment, only one or two microns in length, which runs between the old trachea and the expanded cuticle of the new trachea.

Since there is no structural continuity between the new tracheal cuticle and the cuticle of the old tracheole, the question arises as to how these structures are held together. The obvious method would be to apply a ring of "glue" or cement around the junction. That, in fact, is what happens. The nature of the cement is not known but it stains conspicuously with osmium and ethyl gallate and appears as a dense black ring where the old tracheole joins the new tracheal wall (Wigglesworth, 1959). These rings are present, of course, only at the points where moulting has occurred; there are no such rings at the newly formed extremities of the tracheal system where moulting has not yet taken place.

The movements of tracheae and tracheoles

During the moulting process, as we have seen, the tracheal system grows by the extension of new tracheae and tracheoles from the existing tubes. Outgrowths are produced by the active movements of the formative cells of the tracheal epithelium; these give out filiform "amoeboid" processes which move into those regions most deficient in oxygen (Wigglesworth, 1954).

Movements of tracheae and tracheoles can take place also in the absence of any growth. On the dorsum of the abdomen in *Rhodnius* half of each tergite is supplied by a single trachea. If this trachea is cut close to its origin the entire half segment is deprived of oxygen. If this is done in an insect that is not moulting, the tracheoles from the surrounding regions move in to make good the deficiency.

If the trachea to one half of the 4th segment is cut, then ten days later the tracheoles and small tracheae (which can be seen through the cuticle of the living insect) are found to have moved backwards from the 3rd segment. They also come in from the 5th segment and from the opposite half of the 4th segment.

If at the same time as the trachea is cut, a corpus allatum (which has a large oxygen requirement) is implanted, the results twelve days later, as revealed by injection of the tracheal system, are very striking. Tracheoles have moved in from distances of half to one millimetre. They come from the segment in front, from the segment behind and from the other side of the mid-line.

There is no question of growth in these experiments. These are all existing air-filled tracheoles which move from one position to another dragging the tracheae after them. The question arises: where does the force come from which moves the tracheoles?

As we have already seen, when new tracheoles are being developed the formative cells give rise to slender amoeboid processes by means of which they draw themselves along. In the case of the non-growing tracheoles which migrate into an oxygen deficient region it was never possible to see any cytoplasmic processes extending beyond the tracheole ending. But when I originally published these observations it was assumed that such processes must exist and that they moved actively towards regions deficient in oxygen.

I was never really satisfied with this explanation; particularly on account of the very large forces which are evidently involved. The tracheoles are often pulled quite taut, and the smaller tracheae are dragged far away from their normal course.

About a year or so ago an alternative possibility occurred to me: that it is the epidermal cells which provide the active force and that they are responsible for pulling the air-filled tracheoles towards them. But every attempt to get histological evidence of this failed. None of the stains used would reveal any connection between epidermal cells and tracheoles. It was noted, however, that the tracheoles did not always advance with the tip leading. Often they advanced in the form of one or more loops.

More recently I tried the osmium-ethyl gallate method of staining. This also failed to show up any filaments leading from the epidermal cells to the tracheoles. But it was noted that the mitochondria in the epidermal cells in the neighbourhood of an advancing tracheole were always massed on that side of the nucleus that was nearest to the tracheole and that they were often oriented in that direction. That strongly suggested that invisible cytoplasmic filaments were present.

I then tried fixing the cells for half an hour in picric acid before applying the osmium and ethyl gallate. This proved successful; the long sought filaments appeared. Four days after cutting the trachea to the fourth segment the tracheoles from the adjacent segments were advancing. In some of them the tip was leading; but in most a single loop or a double loop was advancing.

In either case a large number of exceedingly fine taut filaments could be seen attached to the advancing loops.

When examined at a higher magnification it could be seen that each filament came from an epidermal cell which had been drawn out into a cone.

Single cells and filaments examined at a still higher magnification showed that material staining darkly with osmium and ethyl gallate after picric acid fixation is concentrated in a conical outgrowth from the cell, and this material is continuous with the taut filament that is attached to the tracheole. This filament may be 125 or 150 microns in length.

Often the filaments from two or more cells may fuse to form a single filament. Sometimes darkly staining outgrowths could be seen arising from epidermal cells and extending in the direction of tracheole loops which might be 80 or 100 microns distant. Sometimes the filaments from a number of cells will fuse to form relatively thick strands.

These slender fibrils are evidently contractile structures; perhaps they could be properly described as "muscles". They are under the control of the cells from which they arise. When their task is accomplished they are absorbed again into the cytoplasm.

It seems unlikely that this capacity of the epidermal cell for looking after its own tracheal supply is limited to the unusual circumstances of these experiments. It seems more probable that in these experiments we are merely witnessing the exaggeration of a normal physiological process.

A general surface view of the epidermis with the tracheal system injected shows that the tracheoles follow a highly convoluted course. But they are very evenly distributed over the surface in such a way that few epidermal cells are separated from a tracheole by more than two or at most three cell widths; that is, by a maximum of about 30 μ . Only rarely does one see a cytoplasmic strand from one of the cells attaching itself to a tracheole.

But if the insect (the fourth stage larva of *Rhodnius* at five days after feeding) is transferred to nitrogen containing 4 per cent of oxygen and is then mounted twenty-four hours later the behaviour of the epidermal cells is very different.

In regions where the tracheole loops happen to be rather widely separated, almost every epidermal cell is sending out a cytoplasmic strand which has attached itself to a tracheole. It seems likely that it is this reaction which is responsible for the regular distribution of tracheoles in the normal epidermis (Wigglesworth, 1959).

Oxygen requirements and tracheal patterns

During moulting, when new tracheal branches are development, they grow towards those regions or those organs that are most in need of oxygen. And if the insect is exposed to a low concentration of oxygen more new branches are formed and the tracheal system may be very much richer.

That raises the question whether the pattern of branching in the tracheal system is dependent simply on the pattern of oxygen requirements in the different parts of the body, or whether there is a prearranged pattern which the tracheal system follows during its development.

If the young *Rhodnius* is reared in 7.5 per cent oxygen (instead of the 20 per cent normal in air) the number of longitudinal tracheae in the 5th stage wing lobe is increased from the usual five, to eight or nine, with a further increase in the smaller branches.

It was of interest to observe the effect of this change in tracheation on the arrangement of the venation in the resulting adults. In hemimetabolous insects the tracheae to the wing are commonly developed before the veins are formed and they are therefore often regarded as determining the course of the veins.

The general arrangement of the veins in the adults reared in 7.5 per cent oxygen is more or less as in the normal insect. When several new tracheal branches are formed they often run in a single vein.

That would suggest, as has been claimed by Henke and others, that the primary component in the venation pattern of the adult wing is the system of lacunae. In normal development the tracheae merely provide a convenient indicator of where the lacunae run.

In the wings of adults from low oxygen concentrations a given vein may receive its tracheal supply from an unusual source. It often happens in these insects that the fourth longitudinal trachea (the precursor of the cubitus) is absent. In the normal adult wing the fourth longitudinal trachea runs the whole length of the cubitus. Sometimes this trachea is reduced in length in the insects from low oxygen; the cubitus, however, develops normally, but it gets its tracheal supply from other branches. Sometimes this fourth trachea is completely absent and then the cubitus receives its tracheal supply in the form of small branches from neighbouring tracheae.

If the tracheal supply is lacking in certain regions, then that part of the vein may be missing. And sometimes, where a relatively large trachea runs across the wing to reach the position of the cubitus, what appears to be a rudimentary vein may be laid down around it (Wigglesworth, 1954).

So far as they go these observations support the view that there is a primary venation pattern in the wing, and that the course of the tracheae along it is secondary. But an

adequate tracheal supply is evidently necessary for the development of veins, and tracheae running an abnormal course may sometimes evoke at least rudimentary vein formation around them.

REFERENCES

LOCKE, M., 1958: The formation of tracheae and tracheoles in *Rhodnius prolixus*. *Quart. J. micr. Sci.* 99, 29—46. — RICHARDS, A. G. and ANDERSON, T. F., 1942: Electron micrographs of insect tracheae. *J. N. Y. ent. Soc.* 50, 147—167. — WIGGLESWORTH, V. B., 1933: The physiology of the cuticle and of ecdysis in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. J. micr. Sci.* 76, 269—318. — WIGGLESWORTH, V. B., 1954: Growth and regeneration in the tracheal system of an insect. *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. J. micr. Sci.* 95, 115—137. — WIGGLESWORTH, V. B., 1959: The role of the epidermal cells in the "migration" of tracheoles in *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *J. exp. Biol.* 36, 632—640.

NUTRITION OF THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM OF THE COCKROACH *PERIPLANETA AMERICANA* L. (I. Histochemical observations)

V. B. WIGGLESWORTH

Agricultural Research Council Unit of Insect Physiology, Department of Zoology,
University of Cambridge

The organs and tissues of insects are mostly composed of single layers of cells separated from the circulating blood by thin connective tissue membranes. The supply of nutrients to such organs presents no difficulty. But the central nervous system is an exception. The ganglia are solid organs, which may be more than a millimetre thick. They consist of densely packed peripheral cells surrounding a central neuropile, the whole ganglion being covered by a tough fibrous sheath or neural lamella which is continuous with the connective tissue membranes elsewhere.

The need for oxygen is met by the tracheae and tracheoles which pass through the neural lamella and ramify inside. But there is no circulation of haemolymph within the ganglion. All nutrient substances must diffuse through the neural lamella and be passed on to the deeper layers.

After passing through the neural lamella the nutrient substances must be taken up by the perineurium cells, transferred to the glial cells, and conveyed by these to the neurones. Both perineurium and glial cells must, therefore, play an important part in nutrition. The object of this communication is to provide histochemical evidence for this belief (Wigglesworth, 1960).

The observations have been made in the last abdominal ganglion of the cockroach *Periplaneta*. A horizontal section of the ganglion after fixation with osmium tetroxide and coloration with ethyl gallate, shows the thick laminated neural lamella and beneath this the perineurium cells densely packed with filamentous mitochondria.

Beneath the perineurium is the glial cell layer, containing oval and short rod-shaped mitochondria. This layer consists of two ill-defined parts: a peripheral part which invests the ganglion cells where they are present and a central part which surrounds the neuropile.

The glial cell layer is more or less vacuolated and in many ganglia the vacuolation is so extreme that a wide space or sinus separates the two layers of glial cells. In its

fully developed state this "glial lacunar system" is very conspicuous and consists of extensive cavities traversed in all directions by slender branching filaments or trabeculae.

Whether this system plays any part in nutrition is uncertain. It is usually most conspicuous in old and starved insects. Perhaps it is simply a provision for maintaining the outward form of the ganglion unchanged while the cellular structures inside the ganglion expand or shrink according to their state of nutrition.

In a well fed cockroach the ganglion contains a considerable amount of glycogen. The perineurium cells are stuffed with glycogen like fat body cells. It is present only as a fine "dust" in the glial cytoplasm around the ganglion cells and in the glial component of the nerves and neuropile. Glycogen is conspicuous in the nerve cells and in these it is concentrated in masses in the axon cone with only a fine "dust" in the remainder of the cytoplasm.

The cell membrane of the large ganglion cells of insects is invaginated so that the glial cytoplasm penetrates deeply into the body of the cell. This is the "trophospongium" of Holmgren which is commonly supposed to be concerned in the nutrition of the ganglion cells. It was of interest to see whether there is any visible relation between the glial invaginations and the transfer of glycogen.

Sections of the large ganglion cells in the cockroach show that the invaginations are small and few in the body of the cell; they become much more conspicuous and numerous in the axon cone. Thus the accumulation of glycogen goes hand in hand with the development of the glial invaginations. Moreover, longitudinal sections through the beginning of the axon commonly show the glycogen deposits in the form of elongated strands along the invaginations.

In cockroaches starved for 3 to 4 weeks at 26°C glycogen has virtually disappeared from the ganglion, except for minute traces in the perineurium cells. But within three hours after the insect has been given a meal of honey the glycogen content of the ganglion is restored and deposits are again present in the perineurium cells and in the axon cone of the nerve cells.

There are large amounts of structural lipid in the ganglia, in the form of mitochondria, Golgi bodies, and the multiple membranes in the cytoplasm of the glial cells. It is this lipid, probably mainly phospholipid, which is responsible for the intense staining with osmium and ethyl gallate. But there is relatively little stored fat; this appears in the form of blue-black spheres and fine dust-like particles in the cytoplasm of the glial cells and in still smaller amounts in the ganglion cells and perineurium.

If sections of the ganglion are examined twenty-four hours after the injection of 0.2 ml. of 10 per cent glucose the amount of stored fat is increased, particularly in the glial cells. There is some increase also in the ganglion cells and minute droplets of fat can be seen within the glial invaginations in the axon cone and also lying free in the cytoplasm. It appears that the glial invaginations are concerned also in the transfer of fats or their precursors to the ganglion cells.

Of course, a large part of the nutrients entering the ganglion cell will be small molecules, glucose or trehalose and the intermediary metabolites derived from these (Treherne, 1960). Such substances cannot be located by histochemical methods, but the movements of glycogen and fat as here described may perhaps serve to indicate the route they must follow in reaching the neurones.

REFERENCES

- TREHERNE, J. E., 1960: The nutrition of the central nervous system in the cockroach *Periplaneta americana* L. Exchange and metabolism of sugars. *J. exp. Biol.* 37, 513—533. —
WIGGLESWORTH, V. B., 1960: The nutrition of the central nervous system in the cockroach *Periplaneta americana* L. The role of perineurium and glial cells in the mobilization of reserves. *J. exp. Biol.* 37, 500—512.

THE EXCHANGE AND METABOLISM OF SUGARS IN THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM OF PERIPLANETA AMERICANA L.

J. E. TREHERNE

Unit of Insect Physiology, Department of Zoology, University of Cambridge

The insect central nervous system is invested by a layer of connective tissue and associated cells, which has been shown to function as a diffusion barrier restricting the influx of sodium and potassium ions and acetylcholine from the surrounding haemolymph (Twarog and Roeder, 1956). This barrier layer must also function, as Wigglesworth (1959) has pointed out, to allow adequate exchanges of nutritive materials to take place between the haemolymph and the central nervous system. This function of the perilemma has been little studied, and the present investigation represents an attempt to throw some light on these processes by following the exchange and metabolism of some ^{14}C -labelled sugars in the abdominal nerve cord of the cockroach.

In these experiments the increase in radioactivity within the abdominal nerve cord was studied following the injection of 10 μl . of ^{14}C -glucose solution into the haemolymph. Paper chromatography of the radioactive haemolymph revealed that the injected glucose was rapidly converted to the disaccharide trehalose, only very small amounts of glucose remaining in equilibrium with the trehalose (Fig. 1a). This effect is essentially similar to that in the locust (Treherne, 1958), in which the conversion to trehalose has been found to occur chiefly in the fat body (Candy and Kilby, 1959). The level of trehalose in the haemolymph of the cockroach averaged about 1.39 grams/100 ml. while the concentration of glucose in equilibrium with the disaccharide was 0.039 grams/100 ml.

The rate of entry of radioactive material into the abdominal nerve cord following the injection of ^{14}C -labelled glucose is illustrated in Fig. 1, where it is compared with the rate of conversion of glucose to trehalose in the haemolymph. It will be seen that there was an initial very rapid rise in radioactivity in the abdominal nerve cord relative to that in the haemolymph. This activity reached a peak after about 10 minutes and was followed by a fall. After this the activity in the nerve cord rose again rather more slowly to a level close to that in the haemolymph. The curious shape of this graph can be attributed to the rapid incorporation of the relatively few radioactive glucose molecules among the massive amounts of trehalose present in the haemolymph. Thus the initial steep rise in activity represents the movement of a relatively small number of glucose molecules of high specific activity into the nerve cord. During the early part of this experiment the glucose was converted to trehalose, so that the specific activity of the glucose in the haemolymph fell, with a consequent efflux of glucose molecules from within the nerve cord. The second, slower, increase in radioactivity thus represents the entry of ^{14}C originating as trehalose and the small amount of glucose in equilibrium with the disaccharide in the haemolymph. The initial rapid rise and fall in activity can thus be regarded as an experimental artifact, the true movement of sugars into the abdominal nerve cord being represented by the second uptake curve when the trehalose had come into equilibrium with the injected ^{14}C -glucose. This second curve shows that the halftime for the exchange of ^{14}C -labelled substances in the nerve cord with the haemolymph carbohydrates was approximately 50 minutes.

It is now relevant to consider the form in which the ^{14}C -labelled carbohydrate material in the haemolymph enters the central nervous system in this insect. It is possible for the ^{14}C to cross the perilemma either in the form of the relatively large trehalose molecules, which occur in high concentration in the haemolymph, or by some kind of rapid transport of the glucose molecules which have been shown to occur at low concentration.

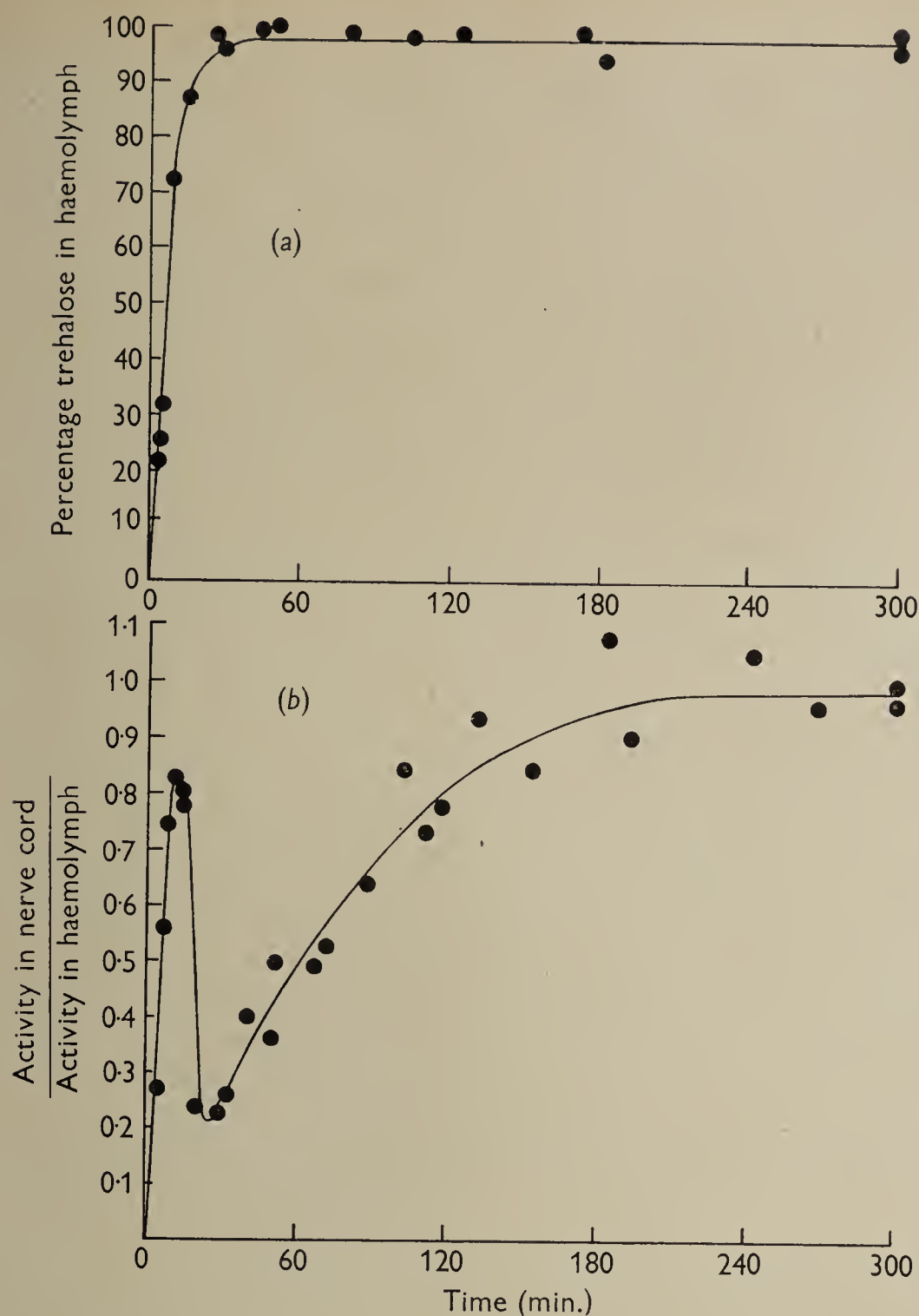


Fig. 1. The rate of conversion of ^{14}C -labelled glucose to trehalose, as it accumulated in the haemolymph (a), compared with the entry of radioactivity into the nerve cord expressed as the ratio: activity in nerve cord/activity in haemolymph (b).

To determine the part played by these two mechanisms in the entry of ^{14}C -labelled material into the nerve cord the influxes of the two sugars were estimated, using the conventional equations given for calculating influxes in cells and tissues. Fortunately the low rate of $^{14}\text{CO}_2$ production (which was found to be only 1.04% of the turnover in the whole system) enabled these fluxes to be calculated with only negligible error. Fig. 2 shows the influx into the nerve cord (expressed as mM glucose/litre nerve cord water/minute) in intact and isolated nerve cords when the ^{14}C was present in the haemolymph as trehalose in equilibrium with the small amount of glucose (2.19 mM/litre). This influx is compared with that for isolated nerve cords suspended in oxygenated saline in which only the glucose was radioactive, the large amounts of trehalose being non-radioactive. The flux calculated from measurements made when both the trehalose and the glucose were radioactive was equivalent to 1.09 mM glucose/litre nerve cord water/minute. The influx for the isolated cord in which only the glucose was labelled with ^{14}C was equivalent to 0.08 mM glucose/litre nerve cord water/minute. Thus it seems that more than 90% of the carbohydrate material crosses the perilemma in the form of the large trehalose molecules.

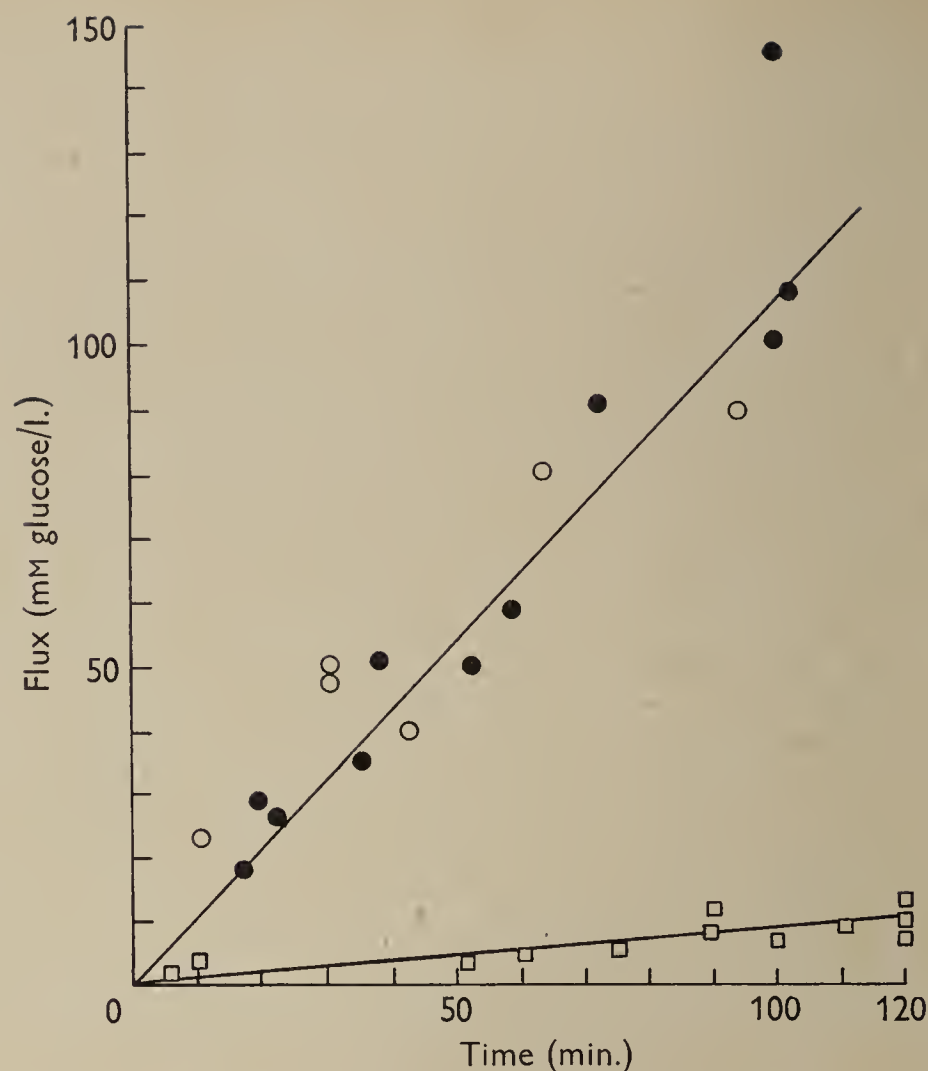


Fig. 2. The calculated influx in the nerve cord of radioactivity originating:
 (a) as trehalose and glucose in the haemolymph of intact insects (closed circles);
 (b) as trehalose and glucose for connectives isolated in deproteinized radioactive haemolymph (open circles);
 (c) as glucose (2.19 mM/l) in saline with isolated connectives, the high concentration of trehalose being non-radioactive.

In fact it can be estimated that approximately seven molecules of trehalose passed into the nerve cord for every molecule of glucose. As the trehalose molecules are, however, seventeen times more concentrated than those of glucose, this implies that the individual glucose molecules were passing into the nerve cord at approximately 2.5 times the rate of the disaccharide molecules.

The metabolism of the sugars within the central nervous system was followed by separating the extracts of radioactive nerve cords on paper chromatograms. It was found that the extracted ^{14}C could be separated into at least seven peaks of radioactivity. Several of these zones of radioactivity were associated with some ninhydrin positive spots and were subsequently identified as aspartic acid, glutamic acid, glutamine and alanine. In addition glucose and trehalose were also detected together with substantial amounts of a substance occurring at the base line of the chromatograms, which was found to be alcohol-insoluble, water-soluble and to yield only glucose on acid hydrolysis, and was presumed to be the glycogen demonstrated by Professor Wigglesworth in his histochemical investigation. The proportions of the various ^{14}C -labelled compounds accumulating within the central nervous system are tabulated in Table 1.

The prompt appearance of ^{14}C , supplied as trehalose and glucose, in the carbon skeletons of aspartic acid, glutamic acid and alanine, represents circumstantial evidence for the presence of the Krebs tricarboxylic acid cycle enzymes in the central nervous system of this insect. The identification of glucose-6-phosphate and phosphoglycic acid in the cockroach nerve cord by Heslop and Ray (1958) suggests that the carbohydrate metabolism could be linked to the tricarboxylic acid cycle by the conventional glycolytic

Table 1

The proportions of the various ^{14}C -labelled compounds which accumulated in the nerve cord 4—5 hours after the injection of radioactive glucose into the haemolymph

^{14}C -labelled compound	% of total radioactivity
Trehalose	10,8
Glucose	7,3
Glycogen	18,0
Aspartic acid	7,2
Glutamic acid	25,4
Glutamine	26,1
Alanine	5,2

pathway. Thus alanine could be produced by the amination of the resulting pyruvic acid and aspartic acid by the amination of oxalacetic acid derived from pyruvic acid. Glutamic acid formation could result from the amination of α -ketoglutaric acid synthesized by the enzymes of the tricarboxylic acid cycle.

More than half of the administered ^{14}C was found to be incorporated as glutamic acid and glutamine in the nerve cord tissue, suggesting that this very reactive amino acid occupies a central position in the metabolism of the central nervous system of this insect. The linkage with glutamine is of especial importance for this substance must function as an important reservoir of amino-nitrogen in the nervous tissue. The high concentration of these two substances, together with the relatively low carbohydrate content, is essentially similar to the state of affairs in mammalian brain tissue (c. f. McIlwain, 1959).

REFERENCES

- CANDY, D. J. and KILBY, B. A., 1959: Site and mode of trehalose biosynthesis in the locust. *Nature, Lond.*, **183**, 1594—1595. — HESLOP, J. P. and RAY, J. W., 1958: Phosphorus compounds of cockroach nerve and the effect of DDT. *Biochem. J.* **70**, 16. — McILWAIN, H., 1959: *Biochemistry and the Central Nervous System*. London, Churchill. — TREHERNE, J. E., 1958: The absorption and metabolism of some sugars in the locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.). *J. exp. Biol.* **35**, 611—625. — TWAROG, B. M. and ROEDER, K. D., 1956: Properties of the connective tissue sheath of the cockroach abdominal nerve cord. *Biol. Bull.* **111**, 278—286. — WIGGLESWORTH, V. B., 1959: The histology of the nervous system of an insect, *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). II. The central ganglion. *Quart. J. micr. Sci.* **100**, 299—313.

DISCUSSION

- H. S. KEYS: Does Glutamine increase in the percentage content of the injected glucose at the expense of the others.
- E. H. COLHOUN: Is there a single membrane below the outer connective tissue sheath in the cockroach ganglion.
- WIGGLESWORTH: In light microscopy the membrane appears as a straight line: this is because of high medial mesalution. Electron microscopy at the London, Ontario laboratory has revealed a very convoluted and complex membrane system which may be of importance in the regulation of substances through the cockroach nervous system.
- R. C. SANBORN: I am not sure how you distinguish between the easily-removable and the difficult-removable carbohydrate fractions.
- K. ŠIPKE: After administration of Glucose- C^{14} to *P. americana* one finds rapid incorporation into the protein-bound hexoses, pentoses and hexosamines. This fraction turns over at a more rapid rate than the constituent aminoacids of the plasma protein.

CHEMICAL CONTROL OF EFFERENT ACTIVITY FROM THE SIXTH ABDOMINAL GANGLION OF THE COCKROACH

NANCY MILBURN and KENNETH D. ROEDER

Studies in *Periplaneta americana* of synapses between interneurons and the motor nerve cells innervating the phallic musculature have shown that normally these motoneurons are in a state of inhibition. If the nerve cord is cut at any point between the suboesophageal ganglion and the cercal ganglion, this inhibition gradually disappears. Five to fifteen minutes after decapitation or after cutting nerve cord a crescendo of efferent impulses is seen on the phallic nerve. This increased nerve activity soon becomes organized into characteristic rhythmic bursts of impulses. The burst rhythm is often maintained for several hours and it results in ordered movements of the phallomeres. In decapitated male mantids a similar type of motor nerve fiber activity is associated with copulating behavior (Roeder, Tozian and Weiant, 1960). The release of motor nerve activity following nerve cord transection can be mimicked by applying aqueous extracts of corpora cardiaca to preparations with intact nervous systems. After such treatment there is a short lag period followed by a rising level of efferent activity and rhythmic bursts of impulses very similar to those seen after decapitation. These effects of corpus cardiacum extract are only partially reversed by washing but they disappear spontaneously if the extract is not reapplied. The effect of the extract may be due to a temporary blocking of inhibitory pathways reaching the phallic motoneurons from centers in anterior regions of the nerve cord.

Similar effects were produced by aqueous extracts of corpora cardiaca from six species of adult roaches when they were applied to the nerve cords of *Periplaneta americana*. The extracts from *Blaberus giganteus* and *Blaberus craniifer* corpora cardiaca were about equally effective in producing rhythmic bursts of nerve impulses on the phallic nerves. Extracts of the "glands" of the following species were less potent and are listed in order of their decreasing activity: *Leucophaea maderae*, *Periplaneta americana*, *Byrsotria fumigata*, and *Diploptera punctata*. Exact quantitative information about dosage is difficult to obtain because the extract is always diluted by unknown amounts of roach blood and because the assay method is inexact. However, all extracts which contained one or more pairs of glands from *P. americana* or any of the larger roaches in 0.01 ml. of Pringle's saline always produced rhythmic spike bursts when applied to the cord, as did injections into the head capsule of three pairs of corpora cardiaca in 0.02 ml. of saline. At three to four times these concentrations, the extracts caused excitation and rhythmic impulse bursts, followed by periods of ten to fifteen minutes when all the efferent activity ceased.

Corpus cardiacum extracts lose their ability to affect efferent activity if left standing at room temperatures for four to five hours or if kept at 12°C for twelve hours. Heating the extracts for five minutes at 95°C approximately doubles the time they will remain active, but longer exposure to high temperatures causes a rapid loss of potency. Extracts which were quick-frozen on dry ice and kept at -5°C were active after two weeks of storage.

In order to determine the degree of its specificity as a blocking agent for inhibitory pathways corpus cardiacum extract has been tested on other sites in the roach nervous system. It has no effect on transmission of impulses from the sensory fibers of the cercal nerve to the giant internuncial fibers of the cord nor does it appear to alter general internuncial activity in the abdominal nerve cord to any significant degree. It does, however, increase the efferent activity on nerve 3 from the metathoracic ganglion and

bursts of impulses also appear on these fibers although they are less rhythmic than those on the phallic motoneurons. A similar effect on the activity of nerve 3 is produced by severing the cord anywhere between the metathoracic and suboesophageal ganglia (Weiant, 1958; Milburn, Weiant and Roeder, 1960).

These observations suggest that the descending inhibitory pathways act on motor neurones in a fairly specific manner. In an effort to relate the effects of corpus cardiacum extract upon phallic motor neurones to other known synaptic processes the following substances have been applied to the nerve cord or injected into the head capsule of roaches: DDT-toxin, ethyl alcohol, di-isopropyl fluorophosphate (DFP), picrotoxin, pilocarpine, catechol, d-tubocurarine, gamma-aminobutyric acid (GABA), 5-hydroxytryptamine, 5-hydroxytryptophane, strychnine and tetanus toxin. When the nervous system was intact none of these substances produces the same effect as corpus cardiacum extract, that is, caused the appearance of rhythmic bursts of spikes on the phallic efferent nerves.

The same compounds were also tested for their ability to mimic the action of the inhibitory pathways by blocking the efferent bursts in decapitated roach preparations. In many cases the sheath of the cercal ganglion was slit or removed to aid in penetration of the applied substances.

DDT-toxin was prepared by collecting saline from small vessels which had contained the nerve cords of DDT-poisoned roaches with cerci still attached (Sternberg, 1952). When applied to the exposed nerve cords of test roaches, this saline caused a great increase in the level of excitation of the abdominal connectives and of the phallic efferent nerves. Typical "DDT-trains" of impulses appeared on the cord but no specific pattern could be observed in the efferent activity. After decapitation of the test roaches, the general picture of high cord and efferent activity remained unchanged. A very similar result was obtained when solutions of either ethyl alcohol 10^{-4} M or picrotoxin 10^{-4} M were applied to the nerve cord. All three substances interrupted the rhythm of phallic efferent bursts in previously decapitated roaches, activity becoming continuous and apparently random.

DFP 10^{-8} M and 10^{-7} M and pilocarpine 100 ppm. and 150 ppm. caused periods of great excitation of both the neurones in the cord and in the phallic nerve, followed by periods of 30 seconds to 4 minutes in which all activity seemed blocked. The periods of depressed activity and block were not always coincident at the two sites. Application of DFP or pilocarpine to the cords of previously decapitated roaches increased still further the activity of the phallic efferents and masked the rhythm of the bursts of impulses at first. However, a much slower rhythm of excitation followed by a period of depression sometimes ensued.

Catechol 10^{-3} M and 10^{-4} M significantly increased the level of activity on the nerve cord but caused only a slight increase in the phallic efferent nerve activity in both normal and decapitated preparations. GABA, d-tubocurarine, 5-hydroxytryptamine and 5-hydroxytryptophane in concentrations up to 10^{-3} M had no effect on these preparations. The actions of the aforementioned compounds, if present, were of such a general nature that they yielded no useful information about the inhibitory process.

On the other hand, the threshold of the phallic efferent activity to strychnine and tetanus toxin is considerably lower than that of the abdominal nerve cord activity. Strychnine 10^{-7} M produced a slight increase in phallic efferent impulses. In two cases this was followed by a period of depression. Strychnine 10^{-6} M produced partial or complete block of the phallic nerve activity in all preparations whether or not they were decapitated. As the concentration of strychnine was raised to 10^{-5} M the abdominal

nerve cord activity began to increase and at 10^{-4} M strychnine partial or complete block of abdominal nerve cord activity occurred in all preparations. A solution of active tetanus toxin blocked the phallic efferent activity in a similar manner but did not change the abdominal nerve cord activity. The concentration of this substance was roughly estimated to be 5×10^{-3} M, representing 1000 MLD (guinea pig)/cc. Copious washing with saline did not reverse the effects of tetanus toxin although such washing had partially reversed the effects of the other test substances. Strychnine and tetanus toxin have been found to block inhibitory synaptic events in the mammalian spinal cord (Brooks, Curtis and Eccles, 1955). Their action in the present study suggests some specificity for synaptic events at insect motor neurones, but in this case it appears to take the form either of facilitation of inhibitory actions or of depression of the neural mechanism responsible for endogenous activity of the motor neurones.

LITERATURE

BROOKS, V. B., D. R. CURTIS and J. C. ECCLES, 1955: Mode of action of tetanus toxin. *Nature*, 175, 120—121. — MILBURN, N., E. A. WEIANT and K. D. ROEDER, 1960: The release of efferent nerve activity in the roach, *Periplaneta americana*, by extracts of the corpus cardiacum. *Biol. Bull.*, 118, 111—119. — ÖZBAS, S., and E. S. HODGSON, 1958: Action of insect neurosecretion upon central nervous system *in vitro* and upon behavior. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 44, 825—830. — K. D. ROEDER, L. TOZIAN and E. A. WEIANT, 1960: Endogenous nerve activity and behavior in the mantis and cockroach. *J. Ins. Physiol.* (in press). — STERNBERG, J., and C. W. KEARNS, 1952: The presence of toxins other than DDT in the blood of DDT-poisoned roaches. *Science*, 116, 144—147. — WEIANT, E. A., 1958: Control of spontaneous activity in certain efferent fibers from the metathoracic ganglion of the cockroach, *Periplaneta americana*. *Proc. 10th Int. Cong. Ent.*, 2, 81—82.

DISCUSSION

Dr. E. H. COLHOUN: Why did you choose the corpus cardiacum gland? Is it not possible to use a pure fraction of the corpus cardiacum and secondly is the depression of activity you have shown preceded by an initial burst of excitation.

MILBURN: The extracts of corpus cardiacum are crude and excitation is followed by depression of nervous activity when extracts are put on the ganglion.

E. T. BURTH: I think it is very interesting to have a specific function assigned to the corpora cardiaca. Am I right in thinking that this is the first specific function to be assigned to the corpora cardiaca.

TEMPERATURE EFFECTS IN THE CENTRAL NERVOUS SYSTEM OF PERIPLANETA AMERICANA

R. C. SANBORN

Manuskript und Abstract nicht eingelangt

MODIFICATIONS DE L'ACTIVITE ELECTRIQUE DE LA FIBRE NERVEUSE D'INSECTE SOUS L'EFFET DE VARIATIONS DE TEMPERATURE

J. BERNARD, J. BOISTEL et M. HAMON

Laboratoire de Physiologie Animale, Faculté des Sciences de Rennes

Au cours de recherches antérieures (Boistel, 1957) l'excitabilité de la chaîne ganglionnaire abdominale de Blatte et du nerf crural de Criquet a été mesurée en fonction de variations de température. Dans la plupart des cas, on observe une nette diminution de l'excitabilité sous l'effet d'une élévation de température (entre 13° et 30°).

Ces résultats sont à rapprocher de ceux que Kerkut et Taylor (1958) ont obtenus. Ces auteurs ont notamment étudié les modifications de l'activité spontanée de la chaîne ganglionnaire de Blatte sous l'effet de variations rapides de température. Utilisant des électrodes réceptrices externes, ils ont mis en évidence plusieurs types de réponses :

— Certaines fibres présentent un accroissement important de leur activité électrique lorsque la température est rapidement abaissée.

Ceci est en accord avec des observations effectuées par ces mêmes auteurs sur le plan du comportement : une Blatte, soumise à une diminution rapide de température, manifeste une nette augmentation d'activité. On observe le phénomène inverse dans le cas d'une élévation de température.

— D'autres fibres émettent des influx à une fréquence plus élevée lorsque la température augmente. Ces constatations sont à rapprocher des travaux de comportement effectués notamment par Stumper (1922) dans le cas des Fourmis, par Key (1936) dans le cas de *Locusta* : l'activité de ces Insectes est en effet plus importante à haute qu'à basse température.

— Une troisième type de fibres ne semble pas être affecté par des variations de température.

Etant donné les techniques utilisées par ces auteurs et par nous-mêmes, il est très difficile de savoir si la même catégorie de fibres de la chaîne ganglionnaire réagit toujours de la même façon aux variations de température. Il ne serait pas impossible de penser que, suivant les conditions expérimentales utilisées, l'état de dessiccation de la chaîne, l'état physiologique de l'Insecte avant l'expérience, les réactions d'une même catégorie de fibres soient différentes, voir opposées.

Aussi, nous avons repris ces expériences sur un matériel plus simple à analyser, les fibres géantes de la chaîne ganglionnaire de Blatte. La topographie de ces fibres, à fonction sensitive, a été bien étudiée par Roeder (1948).

Nous avons recherché quelles étaient les modifications de l'excitabilité de ces fibres en fonction de changements amples et rapides de température.

Les variations de durée des périodes réfractaires absolue et relative ont également été déterminées en fonction de la température.

Matériel biologique et technique : Des Blattes (*Periplaneta americana*), maintenues à une température constante de 24°, ont été utilisées. La chaîne ganglionnaire est prélevée sur des individus mâles dont le tissu adipeux est peu abondant, ce qui facilite la dissection. La dissection de la chaîne et de la gaine conjonctive entourant les connectifs est effectuée d'après la technique précédemment décrite (Boistel, 1957). Des microélectrodes de verre de 10 à 15 M Ω ont été employées. Celles-ci présentent une capacité élevée. Il en résulte une atténuation notable des fréquences élevées, entraînant une diminution importante de l'amplitude des potentiels d'action. Aussi entre la micro-électrode et l'amplificateur à courant continu est intercalé un « cathode-follower » à

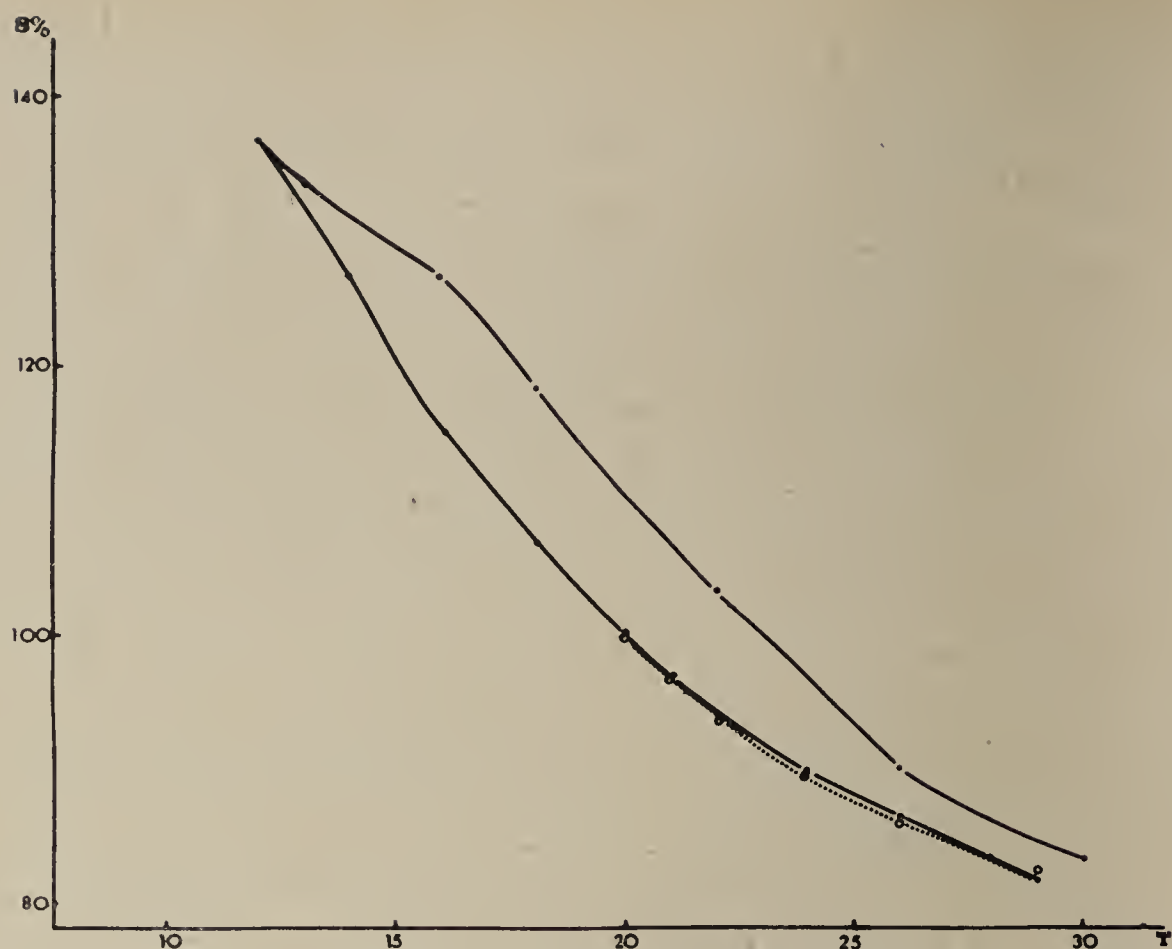


Fig. 1. Variations du seuil d'excitabilité de la fibre géante de *Blatte* en fonction de la température. Celle-ci est d'abord augmentée jusqu'à 29° (trait pointillé), puis abaissée jusqu'à 12° et à nouveau augmentée jusqu'à 30° (trait plein). 100% représente la valeur initiale du seuil à 20°.

capacité négative dont le schéma est inspiré de celui de Bak (1958). La chaîne ganglionnaire est disposée horizontalement dans une cuve en plexiglas sur un lit d'agar-agar. Elle est immergée dans le liquide physiologique préconisé par Roeder (1948).

La microélectrode est introduite dans l'un des connectifs compris entre le 4ème et le 5ème ganglion abdominal. Un stimulateur permet d'appliquer à la chaîne deux chocs électriques décalables dans le temps l'un par rapport à l'autre, réglables indépendamment en durée et en amplitude.

La durée des chocs est de 100 μ s. Ils sont appliqués à la chaîne entre le premier et le deuxième ganglion abdominal à l'aide de deux électrodes d'argent chloruré contenues dans un bloc de plexiglas.

La température de la chaîne est modifiée à l'aide d'un écoulement continu de liquide physiologique dont la température est réglable. Les variations de température sont en moyenne de 2,5°/minute.

Resultats

1° *Variation des seuils d'excitabilité*: la chaîne ganglionnaire est soumise à des variations rapides de température, entre 11° et 30°, de part et d'autre de la température ambiante, de 20° en général.

Dans la majorité des cas, les seuils subissent des variations importantes. Ils diminuent progressivement et assez régulièrement au fur et à mesure que la température s'élève. La courbe, représentée figure 1, donne un exemple d'une telle action. La température est d'abord augmentée depuis la température ambiante (20°) jusqu'à 29°. On observe une nette augmentation de l'excitabilité, les seuils passant de 100% à 82% (trait pointillé). Le liquide physiologique est ensuite peu à peu refroidi, tout d'abord jusqu'à la température initiale (la réversibilité est très bonne), puis jusqu'à 12° (trait plein). Le seuil atteint, pour cette température, 138% de la valeur initiale. La température est alors augmentée jusqu'à 30° (trait plein). La réversibilité est bonne, en dépit d'une légère diminution de l'excitabilité.

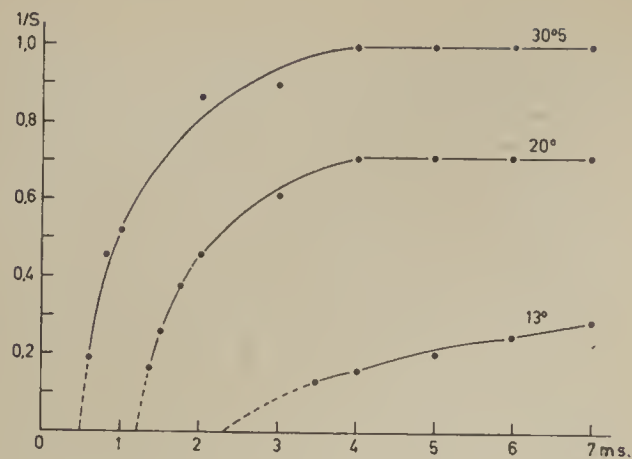


Fig. 2. Evaluation de la durée des périodes réfractaires absolue et relative de la fibre géante de Blatte soumise à trois températures différentes.

On voit, d'après la courbe, que l'excitabilité est augmentée de 20% environ pour une élévation de température de 10°. Cette valeur varie dans de larges proportions d'une préparation à l'autre. Elle peut en effet atteindre, dans les cas extrêmes, 300% de la valeur initiale. La valeur moyenne, calculée à partir d'une dizaine d'expériences, est de 93%.

Pour les températures inférieures à 12°, des expériences antérieures (Boistel, 1957), effectuées à l'aide d'électrodes externes, ont montré que, pour une cause non encore élucidée, la chaîne devient rapidement et souvent définitivement inexcitable. Cette inexcitabilité, sans doute en rapport avec une altération de la membrane, n'apparaît pas si l'on enrichit le liquide physiologique en ions Ca^{++} .

Un séjour prolongé de la préparation à une température égale ou supérieure à 30° modifie profondément et irréversiblement l'excitabilité des fibres géantes.

2° Modification de la durée de la période réfractaire absolue et de celle de la période réfractaire relative:

Au cours d'un travail antérieur (Boistel, 1957), effectué sur la chaîne ganglionnaire de Blatte au moyen d'électrodes externes, ces deux valeurs ont été déterminées à la température ambiante (18°). La durée moyenne de la période réfractaire absolue était de 2 ms; celle de la période réfractaire relative de 13 ms.

Des chiffres analogues, respectivement de 2 ms et 11 ms ont été obtenus par Yamasaki et Narahashi (1957) sur ce même matériel. Nous avons effectué ces mesures dans le cas de la fibre géante soumise à différentes températures.

Au cours des expériences antérieures, c'est l'amplitude de la réponse qui était mesurée en fonction de l'intervalle entre les deux chocs. Dans le cas de la fibre géante, cette technique s'est avérée inadéquate, spécialement dans le cas des températures élevées: l'analyse des enregistrements photographiques est alors trop imprécise; de plus, le stimulateur dont nous disposions ne permettait pas de dépasser 200 Volts, intensité de stimulation nettement insuffisante pour des intervalles entre les deux chocs inférieurs à une milliseconde; enfin, on sait que l'intervalle de temps qui sépare l'artéfact de stimulation du potentiel d'action diminue lorsque l'on augmente l'intensité de la stimulation.

Pour toutes ces raisons et du fait que la loi du tout ou rien s'applique dans le cas d'une seule fibre, nous avons effectué ces mesures en déterminant l'intensité liminaire du deuxième choc nécessaire pour obtenir une réponse à des intervalles de temps variables entre le premier et le deuxième choc.

Les valeurs moyennes obtenues sont réunies dans le tableau cidessous.

Températures	Période réfractaire absolue	Période réfractaire relative
13°	2,2	7,5
20°	1,2	5,6
30°	0,58	4

La figure 2 résume une expérience effectuée sur la même fibre successivement à trois températures différentes, 13°, 20°, 30°.

Il convient de remarquer que les valeurs à 20° de la période réfractaire absolue et de la période réfractaire relative sont ici nettement plus faibles que dans le cas de la chaîne entière.

D'autre part, pour les trois températures considérées, la durée de la période réfractaire absolue diminue sensiblement de moitié pour une élévation de température de 10°. Signalons que pour ce même écart de température Tasaki (1949) a trouvé une valeur de 3,5 dans le cas de la fibre nerveuse de Crapaud. Par contre, la durée de la période réfractaire relative varie dans des proportions nettement plus faibles.

DISCUSSION

D'après les résultats précédents, l'excitabilité de la fibre de Blatte augmente en même temps que la température. Ces observations confirment celles de Kerkut et Taylor (1958) dans le cas de l'activité spontanée, tout au moins de certaines fibres.

Elles sont par contre opposées à celles que nous avons faites précédemment dans le cas de la chaîne ganglionnaire de Blatte étudiée à l'aide d'électrodes externes.

Il y a lieu de se demander si ces réactions opposées ne peuvent pas être attribuées tout d'abord à des états physiologiques différents que l'on peut attribuer aux conditions expérimentales. En effet, dans le cas de la chaîne testée à l'aide de microélectrodes, celle-ci est immergée complètement dans le liquide physiologique qui est susceptible de pénétrer par les trachées sectionnées lors de la dissection.

Dans ces conditions, les échanges gazeux sont sans doute perturbés. Or des expériences antérieures (Boistel, 1957) ont montré que la teneur en CO_2 environnant la chaîne retentit profondément sur son excitabilité.

Par contre, dans le cas de la chaîne ganglionnaire étudiée à l'aide d'électrodes externes, celle-ci était exposée à l'air. Bien que recouverte d'une pellicule d'huile de paraffine, elle n'était pas à l'abri de la dessiccation sans doute susceptible de modifier les réactions du tissu.

On peut également supposer que les réponses opposées observées sont dues à des catégories différentes de fibres.

Au cours de prochaines recherches nous pensons pouvoir examiner la première hypothèse en effectuant des expériences in situ.

Ainsi, il semble très important de définir avec précision les conditions expérimentales et en particulier la vitesse avec laquelle on fait varier la température. Des variations rapides comme celles que nous avons pratiquées ne mettent sans doute pas en jeu le métabolisme.

En raison de la diminution des durées des périodes réfractaires absolue et relative lors d'une élévation de température, on peut admettre que la fréquence des influx transmis par une fibre est plus grande à haute qu'à basse température (le double, d'après nos expériences, pour une élévation de température de 10°). Une telle possibilité pour la fibre d'émettre des influx à une cadence plus rapide est sans doute facilitée par l'apparition, à haute température, de potentiels consécutifs négatifs.

En effet, des expériences antérieures (Boistel, 1957) effectuées sur ce même matériel, ont montré que le potentiel consécutif, positif ou nul à basse température, devient progressivement de plus en plus négatif au fur et à mesure que la température s'élève; à 30°, son amplitude peut atteindre 10 mV. Sa durée moyenne est de 30 ms. (1)

De plus, son allure en dôme, rappelant celle d'un potentiel synaptique, laisse supposer que la fibre présente une nette tendance à se dépolariser et, par conséquent, à manifester de l'activité spontanée.

En conclusion, la fibre géante de Blatte, soumise à une élévation rapide de température et placée dans des conditions expérimentales déterminées, présente une augmentation de son excitabilité ainsi que de la fréquence des influx qu'elle est susceptible de transmettre.

Ces observations devront être confirmées par des expériences sur l'Insecte entier.

Les modifications du métabolisme sous l'effet de variations de température seront également étudiées.

¹ D'après des expériences en cours, on a de bonnes raisons de penser que ce potentiel consécutif négatif est dû à l'accumulation d'ions K^+ au niveau de la membrane de la fibre. Cette accumulation doit être due à une modification de la perméabilité de la membrane vis à vis de ces ions. Une telle interprétation est en accord d'une part avec celle de Greengard et Straub (1958) dans le cas de la fibre musculaire de Grenouille, d'autre part avec celle de Narahashi et Yamasaki (1960) dans le cas de la fibre géante de Blatte. Ces derniers auteurs, en particulier, ont en effet obtenu des potentiels consécutifs analogues après augmentation de la concentration en ions Ca^{++} du liquide physiologique. Or on sait que cet ion modifie la perméabilité de la membrane.

BIBLIOGRAPHIE

- BAK, A. F. (1958). *Electroencephalog. and Clin. Neurophysiol.*, 10, 745. — BOISTEL, J. (1957). Thèse de Sciences. — GREENGARD, P. and STRAUB, R. (1958). *J. of Physiol.*, 144, 442. — KERKUT, G. A. and TAYLOR, B. J. R. (1958). — *Behaviour*, 13, 259. — KEY, N. H. L. (1939). *Bull. Entom. Res.*, 27, 399. — NARAHASHI, T. and YAMASAKI, T. (1960), *J. of Physiol.*, 151, 75. ROEDER, K. D. (1948), *J. Zool.*, 108, 243. — STUMPER, R. (1922), *C. R. Soc. Biol.*, 85, 9. — TASAKI, I. (1949), *Biochim. et biophys. acta*, 3, 665. — YAMASAKI, T. and NARAHASHI, T. (1957), *Botyu- Kagaku*, 22, 296.

PROPERTIES OF INSECT ACETYLCHOLINESTERASE

E. H. COLHOUN

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

Certain differences are known to exist between the acetylcholinesterase of different organisms. A striking difference has been found for the acetylcholinesterase of the nervous system of the American cockroach when compared with the acetylcholine hydrolysing properties of acetylcholinesterase of the housefly and mouse brain. Only the acetylcholinesterase of the roach was activated by a number of organic solvents and alcohols. N-butanol increase the hydrolysis of acetylcholine four-fold. Studies showed that this enzyme was particulate in the roach and that the enzyme was solubilized by sodium cholate, a surface activating agent. Activation of the soluble enzyme by n-butanol and studies of the kinetics of ACh hydrolysis appear to show an effect of n-butanol upon active sites of roach acetylcholinesterase.

DISCUSSION

G. F. HOWDEN: The acetylcholinesterases of *Musca domestica* have been shown to consist of 2 enzymes (at least) which can be separated into enzyme fraction corresponding to true mammalian cholinesterase and mammalian pseudocholinesterase both of which are affected — the first inhibited and the latter activated, by the chlorinated hydrocarbon Dieldrin. It is interesting to find that other chemicals cause activation in another insect.

D. STEGWEE: With respect to the remark by Dr. Howden I would like to state that I never got any indication for the existence of a "pseudo" ChE in the House-fly. Only those substrates were hydrolyzed that are normally hydrolyzed by the "true" AChE. I would like to know what are the quantities of the "pseudo" ChE found in the House-fly.

SUR LA TRANSMISSION DU CARACTÈRE DIAPAUSE DANS UNE RACE DU CRIQUET MIGRATEUR

M. VERDIER

Faculté des Sciences; Biologie animale S. P. C. N. Paris

Les faits résumés ici portent sur *Locusta migratoria*, race «de Palavas». Cette forme très particulière, peut-être en rapport avec la s. sp. *migratoria* (Remaudière, 1948) est élevée à partir de diverses lignées; ses œufs sont incubés à 30—31°C et éclosent en 13 jours ou sont ensuite hivernés et réactivés.

L'influence de la densité des populations sur le type de développement embryonnaire des Criquets phasaires, spécialement sur *Locusta*, a été envisagée dès le début de ces recherches (Plotnikov, 1927 p. ex.), mais la question reste encore débattue: l'influence est indiquée par des observations de terrain pour *Locustana pardalina* (Matthee, 1951, 1954); mais pas pour des formes septentrionales de *Locusta* (Le Berre, 1953, 1957) élevées au laboratoire.

Quelques exemples tendent à montrer, pour la race étudiée, une telle action. La figure 1 donne les polygones de fréquence, ramenés à des surfaces équivalentes, pour les oothèques issues de Criquets élevés: en isolement, en populations de 20 adultes, en populations de 100 adultes. Le premier cas montre l'effet du groupement et correspond à un type de répartition caractéristique des descendants de femelles à plus de 15% des œufs sans diapause. Le second cas semble montrer que les descendants d'une femelle à pourcentage élevé d'œufs à diapause demandent un groupement plus fort pour faire baisser ce pourcentage.

La descendance d'une femelle tend d'autant mieux à montrer l'action du groupement — même faible — que les proportions d'œufs produits sont plus équilibrées. Ainsi, une femelle à 61,7% d'œufs à diapause montre, pour les deux types de ses descendants:

	femelles isolées	popul. × 20
— à partir des œufs à diapause	83,47% diap.	50,79
— à partir des œufs sans diapause	57,51	11,09

Une autre femelle, à 73,6% d'œufs à diapause donne, de ses descendants sans diapause: 48,20% s'ils sont isolés et 26,99% pour les groupes de 20 adultes.

Par contre, pour la femelle à 92,7% signalée sur la figure I, la différence de densité n'entraîne pas une sensible modification du pourcentage d'œufs à diapause:

	femelles isolées	popul. × 20
— à partir des œufs à diapause	94,79% diap.	94,62
— à partir des œufs sans diapause	61,78	55,39

Au-delà de deux générations de sélection d'un type de développement embryonnaire, l'influence de la densité semble pratiquement supprimée. Pour des lignées à sélection inversée d'une génération à l'autre, la densité continue à se manifester. De toute manière, la sélection d'une lignée à diapause est plus rapide en isolement et celle d'une lignée à développement direct plus rapide en élevage dense que pour un élevage ne tenant pas compte de ce conditionnement.

Le moment de la manifestation du groupement est intéressant à noter. Les premières pontes (avril) d'une population dense montrent des proportions d'œufs du même type que pour les femelles isolées de même origine. C'est la succession des pontes qui amènera une diminution régulière de la quantité d'œufs à diapause. Quatre exemples peuvent être

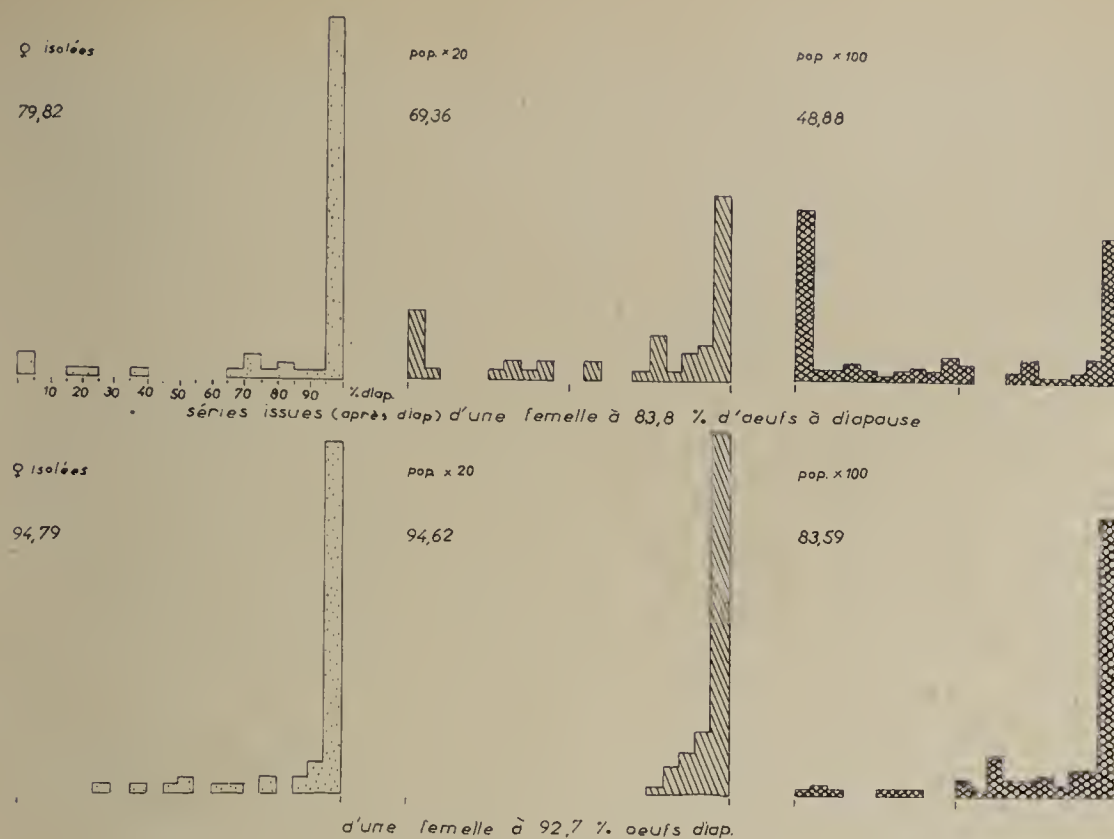


Fig. 1.

donnés ou les valeurs correspondent à la moyenne du pourcentage d'œufs à diapause pour des séquences de 10 oothèques séparées de 10 oothèques non retenues. Ces pontes proviennent d'une centaine d'adultes à chaque fois, issus des œufs à diapause d'une femelle différente; la mue imaginale ne s'est étalée que sur quelques jours; les séries de % d'œufs à diapause sont, par exemple, chronologiquement:

— pour 108 adultes issus d'une femelle à 92,7%, donnant 234 oothèques:

91,3 — 91,5 — 93,5 — 85,6 — 99,8 — 90,7 — 87,4 — 95,2 — 78,1 — 89,2 — 52,6 — 82,2.

— pour 103 adultes issus d'une femelle à 84,9%, donnant 222 oothèques:

90,7 — 89,0 — 93,5 — 91,8 — 67,5 — 74,5 — 27,1 — 46,0 — 27,5 — 25,1 — 28,1 — 40,3.

— pour 112 adultes issus d'une femelle à 83,7%, donnant 300 oothèques:

96,9 — 99,6 — 99,6 — 89,6 — 64,6 — 54,7 — 59,7 — 49,3 — 48,9 — 27,8 — 12,1 — 8,3 — 10,8 — 7,1 — 15,6 — 37,5.

— pour 95 adultes issus d'une femelle à 85,3%, donnant 188 oothèques:

86,3 — 66,6 — 32,3 — 18,3 — 22,1 — 21,6 — 3,5 — 13,9 — 12,9 — 11,1.

Les dernières pontes (fin juin) relèvent sensiblement le pourcentage d'œufs à diapause.

La figure 2 présente une courbe composite des valeurs indiquées précédemment. On y a joint une courbe moyenne pour les informations tirées de populations de même densité mais d'origine sans diapause: son évolution est de même type, avec un départ évidemment à plus faible pourcentage d'œufs à diapause. De même, les populations de 60 adultes, des deux origines montrent encore ces faits.

Par contre nos groupements de 20 adultes ne montrent pas, ou très peu, cette diminution. Dans le cas des femelles isolées — n'ayant reçu qu'un mâle pour la copulation — la variation du pourcentage d'œufs à diapause est très grande; elle peut se faire lentement ou d'une oothèque à la suivante, être temporaire ou permanente. Cependant, les moyennes entre femelles à même nombre de pontes, et pour tous les groupes

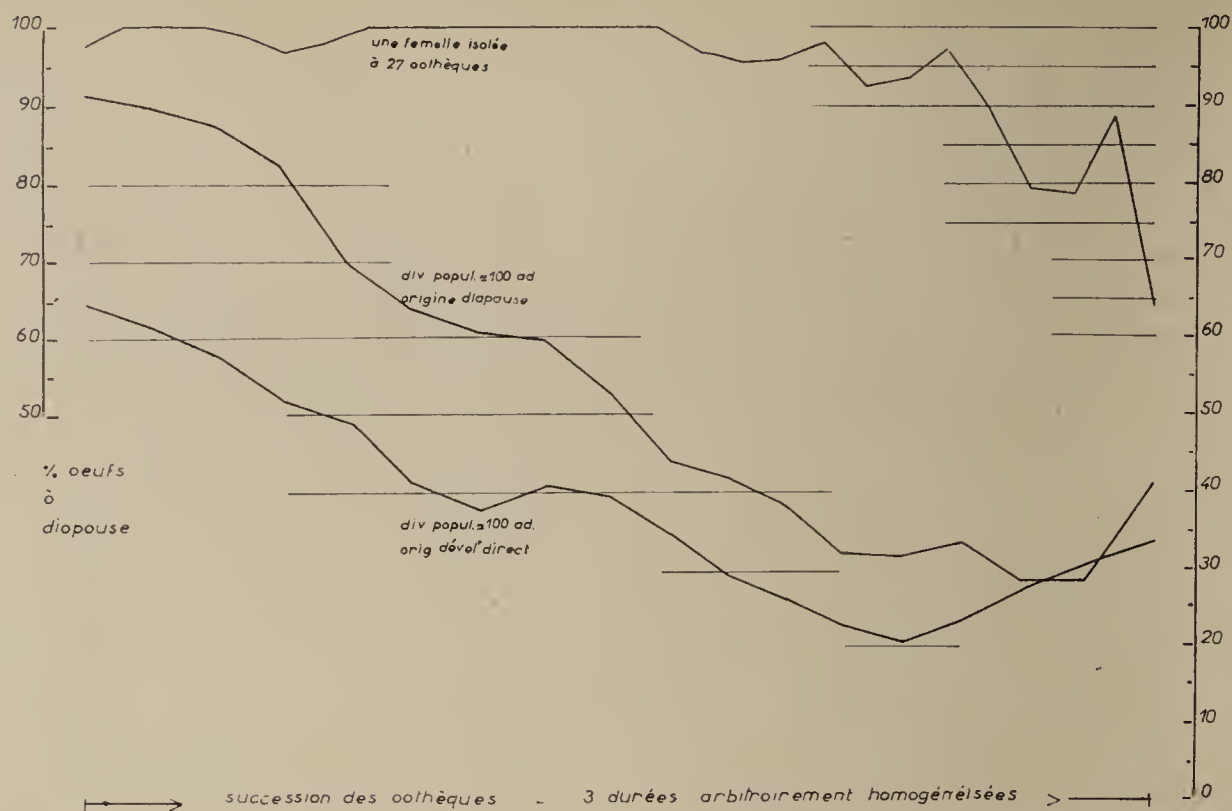


Fig. 2.

envisageables, ne montrent pas une diminution comme celle observée plus haut. Si les femelles isolées vivent très longtemps, une diminution affectant les dernières oothèques est fréquente; nous donnons un exemple tiré d'une femelle assez représentative, pour laquelle la proportion d'œufs à diapause diminue de la 15ème à la 20ème ponte.

La décroissance en question est, au bout de deux semaines d'activité sexuelle dans une population très dense, plus élevée qu'après 60,70 jours, on plus, d'activité d'une femelle isolée. La comparaison, pour les caractères nombre d'ovarioles des néonates et leur poids, des premières et dernières oothèques, entre couples et populations denses (Albrecht, Verdier, Blackith, 1958) n'a pas établi une distinction aussi forte.

Le troisième point rapidement envisagé ici est l'existence d'une hétérogénéité, peu évidente à l'observation directe, de la répartition des deux types d'œufs dans l'oothèque. L'ouverture des oothèques juste avant l'éclosion des embryons sans diapause montre que la partie supérieure comporte sensiblement plus d'œufs à diapause que l'inférieure; ceci est vérifié pour 71,7% des oothèques étudiées, — 15,7% ont le même nombre des deux types —, si l'on oppose les quarts extrêmes de la ponte. Un tel gradient est observé pour les 20 classes possibles d'oothèques de 5 en 5% d'œufs à diapause et pour des pontes de femelles élevées à diverses densités. Les moyennes des calculs faits pour 3 niveaux sur 137 oothèques fournissent les valeurs suivantes :

cl. % diap.	0—10	10—20	20—30	30—40	40—50	50—60	60—70	70—80	80—90	90—100
$\frac{1}{4}$ sup.	11,53	22,95	36,12	42,22	64,37	70,19	70,82	84,55	89,03	97,79
$\frac{1}{4}$ méd.	2,38	9,94	24,76	35,46	47,46	56,63	63,75	79,66	82,03	94,60
$\frac{1}{4}$ inf.	3,84	8,56	14,81	28,01	27,04	34,93	58,00	65,38	82,86	94,67

Des gradients de poids, couleur, vitesse de développement des néonates et embryons sont actuellement observés chez des Criquets et doivent traduire partiellement une physiologie sensiblement distincte des différentes parties de l'ovaire. Une hétérogénéité dans la répartition des deux types d'œufs à déjà été reconnue chez un *Melanoplus* (Bodine, Robbie, 1940).

BIBLIOGRAPHIE

ALBRECHT, F., VERDIER, M., BLACKITH, R., 1958. Bull. Biol. Fr. Belg. 92, p. 349 à 427. — BODINE, J. H., ROBBIE, W. H., 1940. Physiol. Zool. 13, p. 391—397. — LE BERRE, J. R., 1953. Bull. Biol. Fr. Belg. 87, p. 227—273. — LE BERRE, J. R., 1957. These Fac. Sc. Paris. — MATTHEE, J. J., 1951. Union S. Afr. Dept. Agr. Sc. Bull. no. 316. — MATTHEE, J. J., 1953. J. ent. Soc. S. Afr. 16, p. 132—138. — PLOTNIKOV, V. J., 1927. Uzbekistan Exp. Sta. Plant Prot. — REMAUDIERE, G., 1948. Rev. Path. veg. Ent. agr. 27, p. 147—163 et 220—235.

DISCUSSION

LABEYRIE: 1) La différence de taux de diapause dans une même oothèque n'est-elle pas plus élevée chez les femelles âgées et ne provient-elle pas d'une différence dans la date de formation des œufs d'une même oothèque?

2) J'ai observé chez l'*Ichneumonidae*, *Diadromus pulchellus*, des différences de durée de développement des descendants suivant l'âge des femelles; ce qui montre que le facteur sénilité peut intervenir dans différents domaines.

1) Je n'ai pas assez d'informations sur la différence de gradient dans l'oothèque entre les catégories d'élevage. Il en existe cependant.

2) Une augmentation de $\frac{1}{6}$ de la durée de développement existe, par les œufs sans diapause de *Loc. m. migratorioides* après quelques générations d'isolement. Après 20 générations cependant, aucun œuf à diapause n'existe. La diapause n'a pas une simple «exagération» d'une légère augmentation de durée de développement sans diapause.

COMPOSITION GÉNÉTIQUE ET SEUIL PHYSIOLOGIQUE EN RAPPORT AVEC UN EFFET DE GROUPE À MANIFESTATION PIGMENTAIRE CHEZ UN INSECTE ORTHOPTÈRE (*Gryllus bimaculatus* de Geer, Gryllides)

S. FUZEAU-BRAESCH

Faculté des Sciences Paris

Le groupement et l'isolement d'Insectes d'une même espèce peut avoir des conséquences directes généralement liées aux stimuli sensoriels interagissant entre les individus en présence, phénomène auquel on attribue le terme général d'«effet de groupe». C'est d'un tel effet de groupe que résultent les modifications pigmentaires étudiées ici chez un Insecte Orthoptère: le *Gryllus bimaculatus* de Geer. Ces modifications concernent deux pigments cuticulaires: l'un noir, l'autre de teinte jaune-brun clair.

L'isolement et le groupement n'entraînent pas de passage complet d'un type de pigmentation à l'autre mais ils induisent des variations quantitatives dans les proportions des deux pigments; ils déplacent la répartition des animaux différemment pigmentés au sein d'une population. Aussi est-il nécessaire de réaliser une analyse génétique des populations soumises au groupement et à l'isolement, ce qui permettra de distinguer les rôles respectifs de la composition génotypique et de l'effet de groupe dans la réalisation pigmentaire phénotypique des animaux.

I. Selections en Isolement et Retour au Groupement

a) Méthode. — Plusieurs méthodes de sélection sont possibles. Nous avons choisi la sélection en isolement car elle fournit aisément un lot d'animaux homogène (100% noirs) constituant un repère d'analyse commode. Deux selections sont opérées: l'une dans le sens «noir», l'autre «clair». Ensuite, les animaux sélectionnés sont remis en groupement. La composition pigmentaire d'une population est relevée de la façon suivante: des «numéros de couleur» sont déterminés d'après la proportion respective

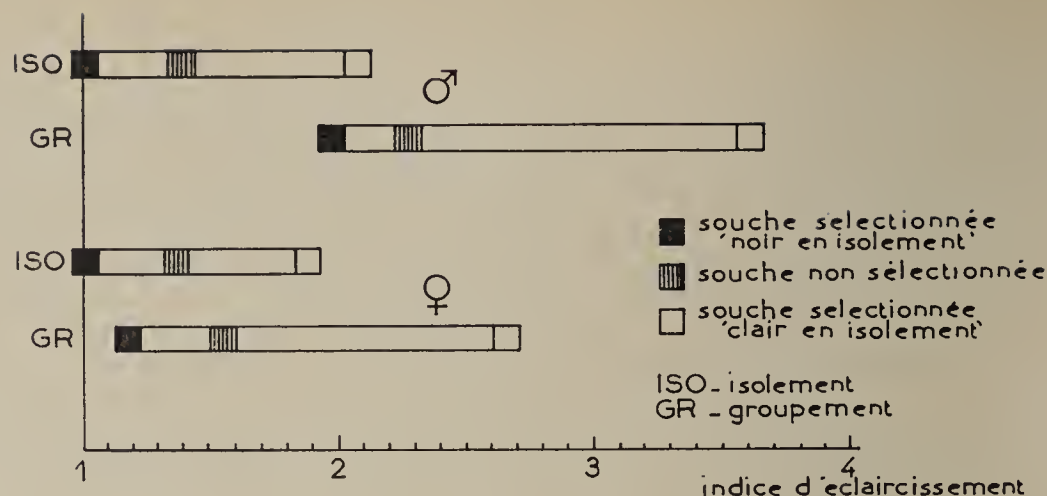


Fig. 1. Indices d'éclaircissement de différentes souches de grillons en fonction de l'isolement et du groupement. 1 = éclaircissement nul.

des deux pigments pour chaque individu (N° 1 à 4). Les pourcentages de chaque numéro de couleur au sein d'une population permettent de calculer un «indice d'éclaircissement» relatif à cette population dans son ensemble, ayant pour formule:

$$I = \frac{(\% N^{\circ}1)1 + (\% N^{\circ}2)2 + (\% N^{\circ}3)3 + (\% N^{\circ}4)4}{100}$$

dans laquelle le pourcentage de chaque numéro de couleur est multiplié par ce même numéro.

Les animaux en isolement sont élevés dès leur naissance dans des bocaux individuels; les insectes en groupement sont maintenus en population dense durant toute leur vie dans des enceintes suffisamment vastes pour que jamais ne soit atteinte la surpopulation.

b) Sélections. — A partir d'une souche de grillons provenant d'animaux sauvages récoltés en Afrique, les deux sélections ont été réalisées parallèlement, avec, à chaque génération, un faible nombre de couples (2 ou 3). La sélection «noir» atteint son effet maximum en deux générations au bout desquelles le plafond de 100% d'animaux noirs est atteint et conservé. La seconde, «clair», plus lente et dont le résultat est difficile à stabiliser, a été poursuivie pendant quatre générations. Le résultat de l'expérience présentée ici est relevé au cours d'une même génération, divisée alors en six lots élevés simultanément dans des conditions rigoureusement identiques, à savoir: «NOIR», «CLAIR», et «SOUCHE», (ce dernier comme témoin non sélectionné) — chacun d'entre eux en isolement et en groupement.

c) Résultats. — Les pourcentages des différents types de coloration obtenus dans chaque lot (groupant au total 300 animaux), ainsi que les indices d'éclaircissement sont rassemblés ci-dessous. On lira successivement les pourcentages se rapportant à chacun des quatre numéros de couleur (1, 2, 3, 4) et l'indice d'éclaircissement global qui en résulte.

«Souche», isolés, mâles:	64 · 32 · 4 · 0.	I = 1,40
«Souche», isolés, femelles:	62 · 38 · 0 · 0.	I = 1,38
«Souche», groupés, mâles:	25 · 38 · 21 · 16.	I = 2,28
«Souche», groupés, femelles:	60 · 24 · 16 · 0.	I = 1,56
«Noir», isolés, mâles:	100 · 0 · 0 · 0.	I = 1,00
«Noir», isolés, femelles:	100 · 0 · 0 · 0.	I = 1,00
«Noir», groupés, mâles:	30 · 43 · 25 · 2.	I = 1,99
«Noir», groupés, femelles:	86 · 10 · 4 · 0.	I = 1,18

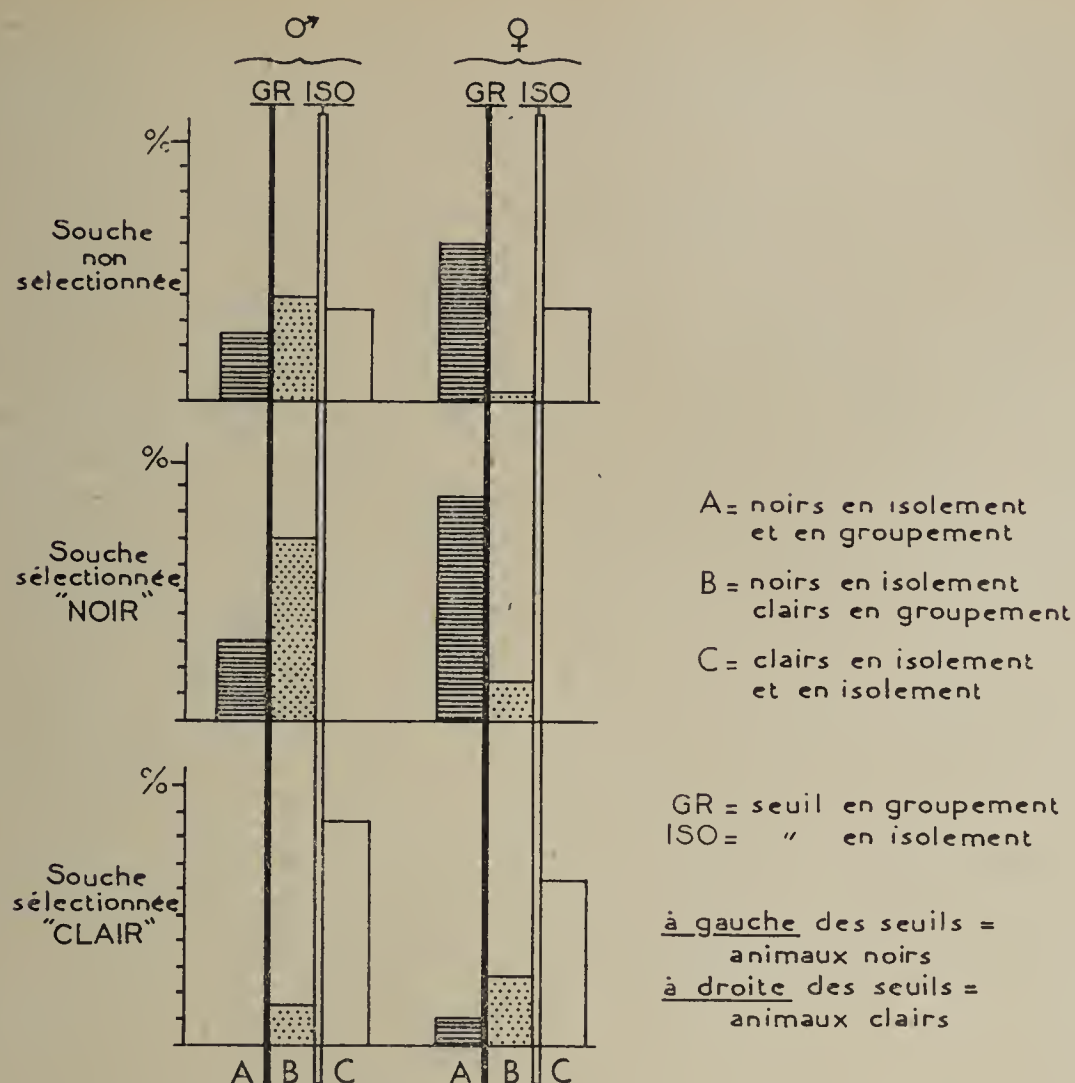


Fig. 2. Répartition des différentes catégories génétiques en fonction de l'isolement et du groupement.

«Clair», isolés, mâles:	14 · 63 · 23	· 0.	I = 2,09
«Clair», isolés, femelles:	37 · 37 · 26	· 0.	I = 1,89
«Clair», groupés, mâles:	0 · 7 · 3,5	· 89,5.	I = 3,82
«Clair», groupés, femelles:	10 · 45 · 15	· 30.	I = 2,65

La figure N° 1 schématise ces données et met parfaitement en évidence un déplacement relatif des pigmentations entre les animaux groupés ou isolés. Le déplacement des indices d'éclaircissement existe toujours, que les animaux soient ou non sélectionnés, mais il est quantitativement différent selon la composition génotypique de la population. Enfin, on observe toujours une sensibilité au groupement plus grande chez le mâle que chez la femelle.

Cette expérience ayant été entièrement conduite à une température de 30°C, il faut ajouter ici que l'ensemble des indices se trouve déplacé par une modification de température. Sans entrer dans le détail, nous indiquerons à titre d'exemple le cas des animaux «souche» en isolement qui, à 30°C, ont un indice de 1,40 tandis que celui-ci est égal à 1 à 20°C, ce qui ne permet plus de les distinguer des animaux sélectionnés. Tout se passe donc comme si le caractère étudié apparaissait dans les conditions utilisées.

II. Interpretation

Une analyse de ces résultats peut être proposée sur la base du schéma de la figure N° 2. Si l'on considère, comme exemple, les mâles de la souche non sélectionnée, on constate que 25% des animaux demeurent noirs en groupement, tandis que $(38 + 21 + 16) = 75\%$ manifestent à des degrés variables un éclaircissement. Les mêmes animaux, isolés, montrent au contraire 36% d'entre eux seulement à l'état éclairci. Parmi les 64% d'animaux noirs isolés, il y a en réalité $64 - 25 = 39\%$ qui, par groupement, cesseront

d'être noirs. On peut donc rassembler les génotypes en trois catégories: A = génotypes «toujours noirs» (25%); B = génotypes «noirs en isolement et clairs en groupement» (39%); C = génotypes «toujours clairs» (36%). Cette division laisse supposer l'existence d'un seuil situé entre les catégories de grillons, correspondant au mode de vie «groupé» ou «isolé», et qui détermine le niveau à partir duquel les animaux sont noirs (Figure 2). Cependant, en réalité, il y a variation continue dans les proportions individuelles des deux pigments et les différents animaux «clairs» ne peuvent être rassemblés en une seule catégorie que pour la commodité de l'interprétation. On est donc en droit d'imaginer une série de génotypes qui pourraient être représentés par une courbe de fréquence. Les phénotypes de différentes couleurs seraient déterminés par l'emplacement des seuils commandés par le mode de vie «isolé» ou «groupé». Ce seuil, vraisemblablement de nature physiologique, est en rapport avec les stimuli nerveux responsables d'un niveau particulier de sécrétion hormonale.

E n C o n c l u s i o n, d'une part, l'effet de groupe agit sur la réalisation pigmentaire phénotypique en déterminant un niveau de virage pigmentaire, d'autre part, la manifestation de l'effet de groupe dans une population dépend de la composition génotypique de celle-ci. La manifestation de l'effet de groupe, bien que permanente, est très variable, très relative, fonction non seulement des conditions du milieu qui peuvent évidemment être limitantes, mais aussi des effecteurs génétiques internes, ce qui laisse entrevoir la grande importance du phénomène dans la biologie des Insectes.

DISCUSSION

Dr. A. WOLSKY: I assume that the difference between black and yellow specimens is in the quantity of melanin formed in the body. As it is known that there is an inverse relationship between melanin formation and respiratory metabolism I suspect that the yellow specimens would show an increased rate of respiratory metabolism when compared with the black ones.

Dr. LABEYRIE: Est-ce que la type clair est apres selection encore plus accusé que chez les individus ayant servi à la selection?

FUZEAU-BRAESCH: Non. Variations seulement dans la proportion d'animaux clairs.

CRYPTOBIOSIS IN A CHIRONOMID LARVA

H. E. HINTON

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

The larvae of the Chironomid fly, *Polypedilum vanderplanki* survives dehydration to a moisture content of less than 1%. It tolerates repeated hydration and dehydration. Dried larvae stored for 10 years at room temperatures partially recovered when placed in water, and in some specimens the heart beat for several hours. Dried larvae subjected to 77 hours in liquid air and 5 minutes in liquid helium successfully metamorphosed when placed in water. When the larva is thoroughly dry, it will tolerate very high temperatures. Larvae have successfully metamorphosed after exposure to 65°C for 20 hours and to 102°C for 1 minute. Dehydrated larvae kept in absolute alcohol for 24 hours or in glycerol for one week will sometimes recover and grow normally when placed in water.

THE EVOLUTION OF THE INSECT-HOST TREE RELATIONSHIP — A NEW APPROACH

T. R. E. SOUTHWOOD

Imperial College, University of London, England

A number of studies have been made on the feeding habits of a single species or group of species of insect; its mechanisms of acceptance and rejection of various plants (e. g. Craighead, 1922; Kennedy, 1953; Nuorteva, 1952; Thorsteinson, 1953; de Wilde, 1958). From these certain deductions have been made on the evolution of the insect/host plant relationship (Dethier, 1954). The other approach to this topic is to attempt to discern the pattern of relationship between all insect species and plants; these two approaches are complementary, but so far as the present author is aware there has been little work on the latter aspect—that of total fauna. Plants vary greatly in size, longevity and seasonal appearance and therefore the simplest situation is obtained if attention is confined in the first instance to plants of approximately similar size which are present in the field continuously for a long period; trees fulfill these criteria.

When studying the total insect fauna of different trees in an area, the geographical location of the area must be considered; differences might perhaps occur between large continental areas, islands at the periphery of such areas and oceanic islands, with a largely endemic fauna and flora. Hawaii is an example of such an oceanic island; its trees can be divided into four abundance categories and the mean number of insect species per tree calculated for each group. When this is done (Southwood, 1960a) it is found that each mean is significantly different from that of the next group and that the more abundant the trees the more insect species are associated with them.

Britain is a continental island; here an approximate measure of the relative abundance of different trees during the recent geological period is available from the numbers of records of pollen and other remains found in the analysis of peat and similar deposits. These are given by Godwin (1956) who points out that these are not an exact measure, owing to irregularities of preservation. If the number of associated insect species is plotted against the number of records in Godwin, a strong relationship is found with a highly significant correlation coefficient of 0.85 (Southwood, 1960b). Here again then the more abundant trees have the most associated insect species, and the rarest trees the fewest.

Cruder comparisons can be made of the number of insect species associated with various trees in Britain with similar data from European Russia and Sweden, and, for Hemiptera (excluding Sternorrhyncha) only, with Cyprus. The most striking feature of these comparisons, which are given in detail by Southwood (1960b), is that coniferous trees have relatively more insect species in Sweden and Russia, where they are more abundant, than in Britain. Smaller details, such as the number of insect species associated with *Carpinus betulus* in the three countries, also strikingly confirm the general relationship, which has therefore been shown to hold in all types of geographical area—continents, oceanic and continental islands.

In the case of continental islands at least, it is possible to suggest that the relationship to abundance is due directly to its influence on the chances of successful colonisation by immigrant individuals of species already attached to the host tree elsewhere. There is evidence that this occurs; for example, during the last thirty years there has been extensive conifer afforestation in southern England, hence a tremendous increase in the relative abundance of these trees in this area, the fauna of which is well known. In the last twenty years four additional species of Heteroptera and three of Lepidoptera have been found on conifers there (Southwood, 1957). Although casual importation on

nursery stock has been suggested, there is no evidence for this and immigration from continental Europe, or possibly in one case Scotland, is a more likely explanation.

Such a simple explanation of the "number of insect species tree abundance" relationship, if complete, would mean that changes of host plant have not played any part in its development and would rob it of much of its interest.

However, the simple immigration mechanism will not account for the relationship holding in Hawaii, where many of the trees are endemic, or to continental regions such as Russia, which are the centres of distribution and possibly of evolution, of many insects and trees. In such areas a change of host plant, with or without the evolution of a new species, must have occurred and it is claimed that the knowledge of this relationship between the number of insect species and a trees' abundance suggests a definite mechanism whereby this change has occurred; this will now be considered.

Almost all insects become airborne and fly, or are carried, away from their host plants; some engage in such dispersal flight more than others, in tree dwelling species the amount of such flight is usually small—however it occurs (Southwood, 1960c). Therefore, we must envisage numbers of arboreal insects settling out of the air on to various trees and other habitats. Some will land on their host tree; others elsewhere and these may take off again and perhaps return to the host, with these that return we are not concerned.

Attention must be directed to those insects that settle for the last time on a non-host tree. The great majority of these will die. In the first place this could be due to the trees lacking the acceptants present in the host or possessing other substances or characteristics that act as rejectants (*sensu* Thorsteinson, 1958) and leading to an inability to feed, either at all or sufficiently to sustain life (insufficient phagostimulants). Even if the insect feeds it is possible for it to fail to survive or leave progeny because of deleterious effects of various plant substances; such effects are covered by Painter's (1941) term "antibiosis". It is possible that in any large population of settling insects there will be a very few individuals possessing different characters to the rest, characters that will enable them to surmount all the behavioural and physiological hurdles outlined above and feed and live on the new host tree. Such individuals may oviposit and the resulting larvae will also have to accept the new food plant. Alternatively, an insect may lay eggs on a non-host tree without feeding, in Lepidoptera, Diptera and Symphyta this would always be the case, then the newly emerging larvae would be the first stage to experience selection by the factors outlined. They would not, however, have to overcome the barrier due to olfactory conditioning (Thorpe and Jones, 1927), which is a further obstacle to change of food plant or oviposition on a new host by older larvae or adults. Such a process of host selection was called passive selection by Dethier (1954).

Whatever the exact behavioural or metabolic changes necessary it is clear that the mechanism is one of selection of a few individuals: the mortality of the majority. Assuming for the moment that as Fraenkel (1953 and 1959) and Lipke and Fraenkel (1956) have claimed, all trees contain sufficient nutrients, then these few survivors would be selected for their ability to "accept" and probably metabolise, or render non-toxic, certain alkaloids, glucoids or similar substances, which Dethier (1947) and Fraenkel (1953) have suggested are the basis of an insect's preference for a particular food. Alternatively, according to Fennah (1953), Kennedy (1953), Painter (1953), it may be that the nutritional differences between plants are more important in determining insect preferences; following this view the few survivors would be characterised by their nutritional requirements differing from those of the majority of the individuals of their species. In either case from the point of view of the present hypothesis it is claimed that the selection of these survivors is exactly analogous to the development of resistance to insecticides; indeed Painter (1951) has already drawn a parallel between host plant races and races resistant to insecticides.

With insecticides it is, in general, true that the more widely and frequently they are used the more resistant strains will be produced. Now it has already been demonstrated that likewise in the case of the insect/host tree relationship it is those trees that are most abundant that have the greatest number of associated insect species. This evidence, it is claimed, shows that the insect/host tree relationship is likely to have evolved in the same way as resistance to insecticides as the result of a random selection process of rare preadapted variants; the number selected will depend on the frequency of exposure. It is interesting that on entirely different grounds Kennedy and Stroyan (1959) postulated a similar mechanism for the development of some aphid/host plant relationships.

There is certain direct evidence of the establishment of new insect/host plant relationships by selection. In the laboratory various workers, notably Schroder (1903), Pictet (1911), Harrison (1927) and Kozhanchikov (1950) have produced by transference experimental strains of insects adapted to feed on a new host plant. The high mortalities experienced by these workers showed that they were selecting a resistant strain.

In the field there are the observations of economic entomologists of the increase in pest species on trees grown extensively for commercial purposes. During this century two species of Miridae, *Plesiocoris rugicollis* (Fallen) and *Orthotylus marginalis* (Reuter) appear to have developed the ability to feed on apple (*Malus* spp.) (Masse 1954 and pers. comm.); their original hosts which are still retained are *Salix* spp. and also *Myrica gale* for *Plesiocoris*. They are also found on apple throughout much of Europe. A similar change to apple has been made by the weevil *Rhynchites coeruleus* Degeer whose original host was *Quercus* (Masse, 1954).

Cacao (*Theobroma cacao*) was introduced without its native fauna from Brazil into W. Africa; here it is grown extensively and several species of African insect have become attached to it (Taylor, 1954). In contrast when the introduced trees remain comparatively rare few native insects evolve the ability to develop on them. There are no Hemiptera (excluding Sternorrhyncha) associated with *Cedrus libanensis* and *Platanus orientalis* in Britain where they have been introduced; this sparsity of fauna is not due to any special physical or biochemical properties for in Cyprus, where they are native, they have associated Hemiptera (Southwood, 1960b).

This suggests then that when a native tree becomes more abundant, or an introduced one is planted in vast numbers, new insect species become attached to them. In general the ability to feed on the new host tree either dies out or spreads throughout the whole species, but occasionally special host plant races develop. Whether such races are likely to lead to the formation of new species through ecological speciation is clearly outside the scope of the present paper; it is discussed by Dethier (1954).

It is not, of course, claimed that every insect species has an equal chance of developing a new race on every tree. Any given insect species with a certain host tree has what may be called a "degree of predilection" for a change to certain other trees (or host plants). The extent of this predilection for change will depend on the physical and biochemical similarities between the present host (or hosts) and the potential new one. A strong degree of predilection will exist for other trees with the same genus as the host for closely related trees, e. g. *Salix* and *Populus*, *Malus* and *Crataegus*; a study of host tree lists reveals others, less easily explained, that of *Salix* species for *Malus*—first noted by Hering (1951) for leafminers—is a notable example.

However, that the "number of insect species—tree abundance relationship" holds demonstrates that in general the predilection of different insect species differ so widely and virtually at random as to cancel each other out.

Is it to be concluded then, that the biochemical and physical properties of the tree are of no importance in determining the number of associated insect species? For the

majority of trees this seems to be true, but when tree abundance is plotted against number of associated insect species a few trees stood out as exceptions. In Britain the Rosaceous trees, *Crateagus*, *Malus* and *Prunus* have rather more associated insects than might be expected; *Fraxinus excelsior*, *Corylus avellana*, *Ilex aquilifolium* and *Taxus baccata* have fewer (Southwood, 1960b). These latter trees it would seem must possess particularly successful methods of resistance to insect attack. *Taxus* is well known for its poisonous alkaloid, but the presence of *Corylus* in this group is unaccountable. It is of considerable interest that in Hawaii two of the trees with the lowest number of associated insect species for their abundance group are another species of *Ilex*, *I. anomala*, and *Osmanthus* which belongs to the same family as *Fraxinus*, the Oleaceae. It is suggested that the biochemical and physical properties of these exceptions would repay further study from the aspect of plant resistance to insect attack.

REFERENCES

- CRAIGHEAD, F. C., 1922: Hopkin's Host selection principle as related to certain Cerambycid beetles. *J. agric. Res.* 22, 189—220. — DETHIER, V. G., 1947: Chemical attractants and repellents. Philadelphia. — DETHIER, V. G., 1954: Evolution of feeding preferences in phytophagous insects. *Evolution* 8, 33—54. — FENNAH, R. G., 1953: Some aspects of the food problem of Homoptera in the humid areas of the neotropical region. IX. Int. Cong. Ent. 2, 260—265. — FRAENKEL, G. S., 1953: The nutritional value of green plants for insects. IX. Int. Cong. Ent. 2, 90—100. — FRAENKEL, G. S., 1959: The Raison d'être of secondary plant substances. *Science* 129, 1466—1470. — GODWIN, H., 1956: The History of the British flora. Cambridge. — HARRISON, J. W. H., 1927: Experiments on the egg-laying instincts of the saw-fly *Pontania salicis* Christ, and their bearing on the inheritance of acquired characters; with some remarks on a new principle in evolution. *Proc. roy. Soc. B* 101, 115—126. — HERING, E. M., 1951: Biology of Leaf-miners. The Hague. — KENNEDY, J. S., 1953: Host plant selection in Aphididae. IX. Int. Cong. Ent. 2, 106—113. — KENNEDY, J. S. and STROYAN, H. L. G., 1959: Biology of aphids. *Ann. Rev. Ent.* 4, 139—160. — KOZHANCHIKOV, I. V., 1950: The conditions under which the cabbage moth (*Barathra brassicae* L.) feeds on new plants (in Russian). *Dokl. Akad. Nauk. SSSR. (N. S.)* 73 (2), 385—387 (abs. in *Rev. appl. Ent. (A)* 40, 220). — LIPKE, H. and FRAENKEL, G. S., 1956: Insect Nutrition. *Ann. Rev. Ent.* 1, 17—44. — MASSEE, A. M., 1954: The pests of Fruit and Hops. 3rd Ed. London. — NUORTEVA, P., 1952: Die Nahrungspflanzenwahl der Insekten im Lichte von Untersuchungen an Zikaden. *Ann. Acad. Sci. Fenn. (A) IV (Biol.)* 19, 1—90. — PAINTER, R. H., 1941: The economic value and biologic significance of plant resistance to insect attack. *J. econ. Ent.* 34, 358—367. — PAINTER, R. H., 1951: Insect resistance in crop plants. New York. — PAINTER, R. H., 1953: The role of nutritional factors in host plant selection. IX. Int. Cong. Ent. 2, 101—105. — PICTET, A., 1911: Un nouvel exemple de l'hérédité des caractères acquis. *Arch. Soc. Phyc. Nat. Genève* 31, 561—563. — SCHRODER, C., 1903: Über experimentell erzielte Instinktuariationen. *Verh. deutsch. Zool. Ges.* p. 158 (not seen). — SOUTHWOOD, T. R. E., 1957: The Zoogeography of the British Hemiptera Heteroptera. *Proc. S. Lond. ent. Nat. Hist. Soc.* 1956, 111—135. — SOUTHWOOD, T. R. E., 1960a: The abundance of the Hawaiian trees and the number of their associated insect species. *Proc. Hawaiian ent. Soc.* 17(2), 299—303. — SOUTHWOOD, T. R. E., 1960b: The number of species of insect associated with various trees. *J. Anim. Ecol.* 30, 1—8. — SOUTHWOOD, T. R. E., 1960c: Migration—an evolutionary necessity for denizens of temporary habitats. XI. Int. Cong. Ent. (in press). — TAYLOR, D. J., 1954: A summary of the results of capsid research in the Gold Coast. *Tech. Bull. W. Afr. cacao res. Inst.* 1, 1—20. — THORPE, W. H. & JONES, F. G. W., 1937: Olfactory conditioning in a parasitic insect and its relation to the problem of host selection. *Proc. roy. Soc. B* 124, 56—81. — THORSTEINSON, A. J., 1953: The Chemotactic responses that determine host specificity in an oligophagous insect. (*Plutella maculipennis* (Curt.) Lepidoptera). *Canad. J. Zool.* 31, 52—72. — THORSTEINSON, A. J., 1958: The chemotactic influence of plant constituents on feeding by photophagous insects. *Ent. exp. appl.* 1, 23—27. — WILDE, J. de, 1958: Host plant selection in the Colorado beetle larva (*Leptinotarsa decemlineata* Say). *Ent. exp. appl.* 1, 14—22.

DISCUSSION

H. C. GOUGH: To what extent can Dr. Southwood's theory be explained by the fact that the commoner trees are examined more frequently by entomologists.

SOUTHWOOD: Indeed this was my own first reaction to the relationship, but on reflection it is clear that the fauna of Britain, Swede and European Russia are so well known as to eliminate any effect due to failure to collect from the rare trees. Also in Hawaii and Cyprus, where faunal studies have been made, I think the natural tendency of any worker making such a study, would be to collect from an usual host tree, this would tend to offset the effect Dr. Gough suggests.

R. R. SOKAL: In addition to biochemical and physical properties of the host plants we have to consider the microclimate of the plants since it will affect the life history of forms on new host. It must be such as not to disturb the life history rhythm of the species (so that the migrants can return to the main species population and maintain a single interbreeding population). Otherwise we would have to have sufficient numbers to start a genetically isolated population on the new host.—We have also to consider the numbers and kinds of insects already on the new host. Competition for space and food may limit the ability of migrants to invade a new host.

SOUTHWOOD: I meant to make it clear that microclimatological features were covered by the heading physical properties of the tree. I agree that in any further elaboration of the theory, the population aspects would have to be considered. Probably we do not know sufficient about interspecific competition to do this at present.

DIE DÜNENTENEBRIONIDEN DER NAMIBWÜSTE MIT BESONDERER BERÜCKSICHTIGUNG IHRER ÖKOLOGIE (UND PHYSIOLOGIE)

(Siehe Tafel XVIII)

C. KOCH

Transvaal Museum, Pretoria

Die Flugsanddünen der Namib sind vegetationslos und werden von zahlreichen endemischen Tenebrioniden bewohnt (2 Triben, 35 Gattungen, mehrere hundert Arten).

Die wichtigsten Lebensstätten der Dünen sind folgende:

a) Dünen mit aktiver Vegetation einer *Aristida-Acanthosicyos*-Gesellschaft. Die hier vorkommenden Tenebrioniden sind zwar hochgradig psammophil, aber Pflanzenfolger ohne notwendigerweise phytophag zu sein; ihre Jugendstadien leben unter Pflanzen.

b) Vegetationslose Dünen. Die hier vorkommenden Tenebrioniden, wie *Lepidochora*, *Cardiosis* und andere Zophosinen sowie viele *Onymacris*-arten und *Vernayella*, sind in allen Entwicklungsstadien von lebenden Pflanzen unabhängig (= *ultrapammophile*-Arten).

Die beherrschenden Faktoren dieses extremen Lebensraumes sind Sand und Wind. Der lose Flugsand stellt das leicht durchdringliche „quasi flüssige“ Medium dar, mit dem sich die Dünenbewohner in ständiger Berührung befinden. Der Wind bewirkt die Umformung des Sandes zu Dünen, deren „schiefe Ebenen“ für die Bewohner günstige Bedingungen schaffen; er bringt ferner Feuchtigkeit und Nahrung (in Form organischer Fragmente) heran. An der Basis der Dünenhänge sammelt sich sowohl Feuchtigkeit als die zusammengewehte Nahrung, insbesondere an deren Leeseite. Dazu kommt noch die Herabsetzung von Erhitzung und Austrocknung an den schattigen Stellen der Hänge. Die Tenebrioniden solcher Standorte haben die Gewohnheit, sich bei ungünstigen Verhältnissen senkrecht zum Hang in die Düne einzugraben, wodurch

sie kühlere und feuchtere Schichten auf schnellstem Wege erreichen können. Dazu kommen noch die hygroskopischen Eigenschaften der organischen Fragmente (Buxton 1924, Pierre 1958), die an günstigen Stellen in solchem Maße angereichert sein können, daß der Gehalt des Sandes an organischer Substanz 37% beträgt (Brinck 1956/67) oder letztere kompakte Strata bildet (Kaiser, Koch, Brinck). Die unter diesen eigenartigen Verhältnissen lebenden Tenebrioniden gehören ausgesprochen trockenresistenten Gruppen an, deren nächste Verwandte im Bereich der Kalahari, der Karroo und des Namaqualands leben. Bezeichnenderweise fehlen alle weniger trockenresistenten Gruppen des übrigen Südwestafrikas.

Die Dünen beherbergen sowohl bei Tag, selbst bei stärkster Sonnenbestrahlung, aktive Formen (Zophosini, Adesmiini, Cryptochilini) als auch nächtlich lebende (Eurychorini, Molurini, Caenocrypticini) wobei die ersteren in größerer Zahl vertreten sind.

Für die bei Tag aktiven Formen ist die feste Verbindung der Segmente miteinander und mit den verwachsenen Flügeldecken kennzeichnend, während bei nächtlich lebenden Formen größere Beweglichkeit infolge der stärkeren Entwicklung der Intersegmentalnähte und der frei liegenden Flügeldecken vorherrscht. In dieser Gruppe finden sich auch Formen mit pigmentarmer, dünner Cuticula. Andere Merkmale, die gelegentlich mit der Lebensweise auf dem sonnendurchglühten Sand in Beziehung gebracht wurden, finden sich nicht nur bei Tagtieren, sondern auch bei nächtlichen Formen. Dies gilt beispielsweise von der Ausbildung des subelytralen Luftraumes (Buxton 1924) (bei den Tagtieren *Onymacris* und *Calognathus* sehr verschieden groß und ebenso bei Nachttieren wie *Epiphysa* und *Stips*). Ebenso finden sich ganz schwarze Arten zur gleichen Zeit an der gleichen Stelle wie solche mit weißen Flügeldecken (wie *Onymacris candidipennis*, *Stenocara eburnea*). Die weiße Farbe kommt in diesen Fällen durch Verlust der Melanine und Einlagerung kleinster Luftbläschen in die Porenkanäle der Cuticula zustande (Kühnelt 1957). Beide genannte Gruppen sind Tagtiere. Weiße Behaarung oder Beschuppung kommt ebenfalls bei Tagtieren (*Calognathus*, *Pachynotelus*) und Nachttieren (*Vansonium*, *Fossilochile*, *Lepidochora*) vor. Dasselbe gilt von weißlichen Sekretschichten, die bei Tagtieren (Zophosini, Adesmiini) ebenso wie bei Nachttieren (Molurini: *Namibomodes*, *Brinckia*) gefunden werden.

Die Beine extremer Dünenbewohner lassen vielfach starke Entwicklung der Sporen und Klauen erkennen. Allerdings sind bei *Uniungulum hoeschi* die äußeren Klauen der Mittel- und Hinterbeine zu kleinen Plättchen reduziert, während die inneren verlängert sind. Ausgesprochene Grabbeine besitzen nur *Dactylocalcar caecus* und die Stizopinen. Mäßige Verlängerung von Femur und Tibia führt zur Ausbildung von Laufbeinen, wogegen manche extreme Dünenbewohner wie *Cardiosus* und *Vernayella* relativ kurze Femora und Tibien, aber extrem verlängerte Tarsen besitzen (bei manchen *Vernayella*-Arten doppelt so lang wie die Tibia). Die Bewegungsart dieser Formen ist ein Gleiten über den Sand, das stark an das Gleiten von Wasserläufern (*Gerris*) erinnert. Deshalb wird der Ausdruck „Gleitbeine“ für diese Ausbildung vorgeschlagen. Die ganz außerordentlich verlängerten Beine von *Stenocara phalangium* wurden bisher mit der Lebensweise auf Dünen in Beziehung gebracht (Gebien 1939). Diese Art ist aber kein Dünenbewohner, sondern lebt auf den kiesigen oder kompakt sandigen Grasflächen der Namib. Auch innerhalb dieser Gattung sind die Beine der Dünenbewohner wesentlich kürzer z. B. die von *Stenocara desertica* nur ein Drittel so lang wie die von *St. phalangium*.

Bemerkenswert ist, daß andere Wüsten Afrikas, wie die Kalahari, die Sahara, die Wüsten des Somalilandes und Madagaskars, auf ihren vegetationslosen Dünen keine Tenebrioniden beherbergen. Alle bisher dort aufgefundenen Arten hängen von lebenden Pflanzen ab. Es wird vermutet, daß diese Besonderheit der Namibdünen nicht auf deren besondere Qualitäten zurückzuführen sind, sondern auf die außerordentlich lange Zeit ungestörter Entwicklung (Kaiser), die die Ausbildung einer eigenartigen Endemitenfauna ermöglicht haben könnte.

C. KOCH: Die Dünentenebrioniden der Namibwüste mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ökologie (und Physiologie)



Dünen der Namibwüste. – Beachte die günstigen Schattenverhältnisse. Im Vordergrund kompakter Sandboden mit aktiver Vegetation, im Mittelgrund niedrige Raddünen, im Hintergrund das „unüberschaubare Meer“ der hohen, vegetationslosen Dünen, die von ultra-psammophilen Tenebrioniden bewohnt werden. (Phot. Bernt Federau, aus „Der Kreis“, Windhoek, 1959/60, p. 52.)

L I T E R A T U R

AZZAROLI, A., 1957. — La Ric. Sc., Roma, 27, 299—346, 39 figs. — BAGNOLD, E. A., 1954. Biol. Deserts, London, 7—12. — BODENHEIMER, F. S., 1952. Biol. Deserts, London, 162—167. — BOLWIG, N., 1957. Journ. Ent. Soc. S. Afr., 20, 454—458. — BRINCK, P., 1956/57. B. Hanström Zool. Pap., Lund, 120—137, 8 figs. — BUXTON, P. A., 1924. Proc. R. Soc. London, B, 96, 123—131. — GEBIEN, H., 1939. VII. Int. Ent. Kongr. Berlin, I, 118—132, 7 fig. — HAFEZ, M. & MAKKI, A. M. M., 1959. Bull. Soc. Ent. Egypt, 52, 89—113, 7 figs. — JEANNEL, R., 1946. Introduction a l'entomologie. III. Paléontologie (Paris, 101 pp., 24 figs., 13 Taf.). — KAISER, E., 1926. Die Diamantenwüste Südwest-Afrikas (Berlin, 2 vols.). — KOCH, C., 1955. Bull. Transv. Mus., Pretoria, 2, 4—5, 1 fig. — KOCH, C., 1960. S. Afr. Mus. Ass. Bull., Durban, 7, 73—85, 3 figs., 1 Karte. — KÜHNELT, W., 1957. Sitzb. Öst. Ak. Wiss., math.-nat., I, 166, 103—112, 1 Tafel. — MONOD, T., 1942. La vie dans les deserts (Paris, 361 pp., 63 figs., 32 Taf.). — PAULIAN, R., 1943. Les Coléoptères (Paris, 396 pp., 164 figs., 14 Taf.). — PIERRE, F., 1958. Publ. Centr. Rech. Sc. Biol., Paris, 1, 332 pp., 140 figs., 16 Taf. — WALTER, H., 1937. Jahrb. wiss. Botanik, Leipzig, 84, 58—222, 30 figs.

D I S K U S S I O N

PIERRE (Paris) bestätigt die Abwesenheit von ultra-psammophilen Tenebrioniden in den vegetationslosen Teilen der Dünensysteme der westlichen Sahara. Auch GIORDANI-SOIKA (Venedig) konnte weder ultra-psammophile Tenebrioniden noch organische Fragmente in den Dünen der Sahara Algeriens und des Fezzan feststellen; er führt die Anwesenheit von Raubfliegen auf den vegetationslosen Teilen des littoralen Sandes um Venedig an, deren Jugendstände jedoch Pflanzenfolger sind.

KÜHNELT (Wien) erwähnt vom Wind zusammengewehte Ansammlungen von trockenen Grasfragmenten in der vegetationslosen Kieswüste um Kairo, welche verschiedene Milben, Pseudoscorpione, Psociden und Lepismatiden beherbergten. Redner verweist auf SCORTECCI (Biologia Sahariana, Rom 1940), der bereits ausführlich auf die lebenswichtige Bedeutung von wind-transportierten organischen Fragmenten in vegetationslosen Gebieten der Sahara eingeht. Pierre konnte solche Fragmente auch in den Dünen der westlichen Sahara feststellen, bezweifelt aber, daß sie als Nahrung den dort lebenden Tenebrioniden dienen; sie dürften aber eine Nahrungsquelle für *Lepisma* abgeben.

KULZER (München) drückt seine Verwunderung über den vom Redner erwähnten großen Individuenreichtum der Tenebrioniden-Fauna der Namib aus; er verweist auf Angaben bei Brinck und Gebien, welche sich auf die große Individuenarmut beziehen. Redner weist diese Angaben als unrichtig zurück; er konnte sämtliche von Gebien als große Seltenheiten bezeichneten Arten in Serien einsammeln und fand die vegetationslosen Gebiete dichter bevölkert als Gebiete mit aktiver Vegetation; in Nebelnächten sind die vegetationslosen Dünen mit streng photophoben Arten förmlich bedeckt. Theodorides (Paris) hält den Artenreichtum der Namib für eine außergewöhnliche Tatsache, besonders unter Berücksichtigung ihrer geringen flächenmäßigen Ausdehnung der Sahara gegenüber (Namib: 270.000 km² — Sahara: 8.000.000 km²).

STÉRÉOÉLECTRONIC DE DIVERS COMPOSÉS EXISTANT DANS LE CORPS D'INSECTES

R. WECKERING

Manuskript und Abstrakt nicht eingelangt

L'ÉVOLUTION DE LA FAUNE DE TERMITES DES SAVANES CÔTIÈRES DE CÔTE D'IVOIRE

CH. NOIROT

Centre d'Enseignement supérieur — Abidjan — Côte d'Ivoire

Si le Sud de la Côte d'Ivoire (ou Basse Côte d'Ivoire) est avant tout couverte par la forêt dense, il existe pourtant d'importantes surfaces occupées par des savanes, situées non loin de la Côte, savanes dont l'origine reste controversée.

Nos observations portent sur les savanes qui s'étendent au Nord de la lagune Ebrié, entre les fleuves Agnéby et Bandama, et notamment sur la plus importante, la savane de Dabou, qui a grossièrement la forme d'un triangle dont la base, orientée E—W, borde la lagune sur une longueur d'environ 50 Km, et le 3^o coté se situe à environ 25 Km au Nord.

L'étude botanique et phytosociologique de cette région vient d'être faite par Adjanohoun (1960). On trouvera d'autres renseignements dans les travaux de Mangenot (1955), Miegé (1955), Leneuf et Aubert (1956).

La faune des Termites est celle d'une savane typique, mais semble-t-il appauvrie. Les espèces construisant des nids épigés sont les suivantes: *Bellicositermes natalensis* Hav., *Amitermes evuncifer* Silv., *Trinervitermes* sp. pl., *Cubitermes* spl. pl. Parmi les espèces souterraines, notons l'abondance des *Ancistrotermes* et d'*Allognathotermes hypogeus* Silv.

La simple observation des termitières montre que l'équilibre de cette faune s'est profondément modifié dans un passé très récent et que cette évolution se poursuit sans doute encore sous nos yeux.

Les caractères essentiels de cette évolution sont: 1) La disparition progressive de *Bellicositermes natalensis*, 2) L'expansion d'*Amitermes evuncifer*.

La régression de *Bellicositermes natalensis* est attestée par la présence des nids morts de cette espèce. Nous n'avons constaté la présence de termitières vivantes que dans la pointe Nord du triangle que forme la savane de Dabou; partout ailleurs, les nids, souvent très nombreux, sont déserts, ou occupés secondairement par d'autres espèces. Nous n'osons pas affirmer qu'il n'existe aucune termitière vivante de *Bellicositermes* en dehors de l'extrême Nord de cette savane, mais nous sommes sûr que la très grande majorité au moins des colonies de *Bellicositermes* ont péri dans un passé très récent. Les édifices observés montrent d'ailleurs tous les stades de la dégradation: l'érosion de la surface de la muraille donne à la construction un aspect ruiniforme et ouvre à l'extérieur le système complexe des cavités internes; puis la démolition progressive des parties supérieures de l'édifice aboutit à un cône de plus en plus surbaissé; enfin, la végétation herbacée envahit le reste de la termitière, dont le relief, protégé par les plantes peut rester longtemps visible.

Actuellement nous ne connaissons pas exactement la vitesse de cette dégradation et nous ne pouvons pas dater avec précision la mort des termitières; nous pouvons seulement dire que le phénomène est très récent, et qu'il a été progressif bien que rapide. L'état actuel des termitières, dont certaines sont à peine érodées tandis que d'autres ont presque entièrement disparu, montre que leur extinction s'est étagée sur plusieurs années.

En revanche, *Amitermes evuncifer* paraît se multiplier notablement, et concurrencer efficacement les autres espèces de Termites. Assez fréquemment, il établit son nid sur la construction abandonnée par *Bellicositermes*¹, mais bien plus souvent, il envahit les nids vivants de *Cubitermes* et de *Trinervitermes*. *Trinervitermes* paraît mieux résister que *Cubi-*

¹ Nous avons observé, dans diverses régions d'Afrique, la présence d'*Amitermes* dans des nids de *Bellicositermes* pleins de vigueur.

termes et les nids de ce dernier genre sont parfois complètement occupés par *Amitermes* et finalement enrobés dans ses constructions.

Nous assistons donc à une modification notable et rapide de la faune termitique de ces savanes, modifications dont nous nous efforçons de trouver le déterminisme et d'évaluer les conséquences.

Bien que l'origine de ces savanes côtières soit controversée (origine paléoclimatique, anthropique, édaphique?), ces formations végétales ne sont pas très récentes, et ont pu atteindre un équilibre biologique qui apparaît à l'analyse des associations végétales. Pourquoi cet équilibre, en ce qui concerne les Termites, se modifie-t-il rapidement, le début de cette modification datant certainement de moins de dix ans?

Malgré la rareté des documents, rien ne permet de penser que le climat, le sol ou la végétation aient évolué de façon notable dans un passé récent; une action directe de ces facteurs sur la disparition de *Bellicositermes natalensis* paraît d'autant plus improbable que cette espèce, répandue du lac Tchad au Cap, s'accommode de conditions écologiques très variées.

En revanche, l'extension d'*Amitermes evuncifer* attire notre attention sur la concurrence qui doit sévir entre les Termites peuplant ces savanes. L'observation des nids épigés ne donne qu'une très faible idée de la densité de ces Insectes, car les galeries souterraines parcourent le sol en tout sens en un réseau serré en perpétuelle évolution. Entre les différentes espèces, dont les galeries s'intriquent sans se fusionner, s'établit un équilibre, sans doute fragile, qui peut être rompu par de minimes changements de milieu. De nouvelles recherches nous permettront peut-être de préciser cette hypothèse.

Ces modifications de la faune de Termites sont d'ailleurs susceptibles d'avoir des répercussions sur le sol: en effet, *Bellicositermis natalensis*, grand remueur de terre par la puissance de ses sociétés et la taille de leurs habitants, ne se contente pas d'un réseau superficiel, mais creuse vers la profondeur de larges galeries, par où les Insectes vont chercher l'eau jusqu'à la nappe phréatique; les ouvriers savent en outre, pour leurs constructions, effectuer un certain tri des matériaux en choisissant les plus fins. L'action de ces Termites tend donc à remonter en surface des éléments profonds et à enrichir la région de leur nid en éléments argileux.

Les autres espèces, et notamment *Amitermes evuncifer*, ont une biologie différente, et leur action sur le sol, dont nous soupçonnons l'importance mais sur laquelle nous sommes mal renseignés, est certainement d'une autre nature.

Il n'est donc pas impossible qu'à la longue la rupture d'équilibre entre espèces de Termites amène des modifications notables du milieu. C'est du moins une hypothèse qui mérite examen.

BIBLIOGRAPHIE

ADJANOHOUN, E. J.: Etude phytosociologique des savanes de Basse Côte d'Ivoire. *Vegetatio* (sous press), 1960. — LENEUF, N. et AUBERT, G.: Sur l'origine des savanes de Basse Côte d'Ivoire. *C. R. Acad. Sci.*, 243, p. 859—860, 1956. — MANGENOT, G.: Etude sur les forêts des plaines et plateaux de la Côte d'Ivoire. *Etudes Eburnéennes*, IV, p. 5—61, 1955. — MIEGE, J.: Les savanes et forêts claires de Côte d'Ivoire. *Etudes Eburnéennes*, IV, p. 62—83, 1955.

DISCUSSION

VRydAGH: La population de *Bellicotermes* est-elle en rapport avec celles des forêts qui limitent les savanes du Nord?

Rodolphe WECKERING, Luxembourg: La disparition des termites en question est plutôt défavorable à l'agriculture car ils ameublent le sol.

Ch. MATEU: Demande s'il existe ou non, chez *Bellicositermes* une spécificité alimentaire, et partant si un changement du tapis végétal aurait pu entraîner, en partie, le changement observé sur la savane de Côte d'Ivoire au point de vue des termites.

THE FUNCTION OF THE DIRECT FLIGHT MUSCLES IN THE BEE

J. W. S. PRINGLE

The skeleto-muscular mechanisms of the honey-bee, *Apis mellifera*, have been re-examined in the light of recent advances in our knowledge of the physiology of flight muscles. Only fibrillar muscles are capable of contracting at the high frequency of the wing beat (about 200 beats per second) and in the bee only the dorsal longitudinal and dorsoventral indirect muscles of the mesothorax are fibrillar (Pringle 1957). All the other direct and accessory indirect muscles of the mesothorax are of normal structure; under natural conditions these muscles all contract tonically and not at the frequency of the wing beat.

These physiological considerations render invalid the conclusions of Snodgrass (1956) about the functioning of many of the smaller muscles. The basic motions of wing twisting (pronotion and supination), as well as the up and down movements of the fore wings, are produced by the indirect muscles acting through the axillary sclerites. The basalar, subalar and scutellar muscles of the mesothorax alter the setting of the sclerites so that the amount of pronotion is varied at different instants during the down-stroke, giving control of balance in the planes of pitch and yaw; the upstroke is almost invariant, with full supination. The pleurosternal and axillary lever muscles control the power generated by the fibrillar indirect muscles and thus the amplitude of wing beat.

Power for moving the hind wings is drawn from the mesothoracic muscles to an extent controlled by the mesophragma retractor muscle, which is anatomically the dorsal longitudinal muscle of the metathorax. The other metathoracic muscles operate differentially on the two sides of the body and serve mainly to control balance in the rolling plane by altering the relative incidence of the fore and hind wings.

These mechanisms are illustrated by a 10 minute film (16 mm Kodachrome), consisting mainly of animated drawings of the skeleto-muscular mechanisms. Copies of the film (price £ 35 sterling, \$ 100 U.S.) may be purchased from the author at the Department of Zoology, University Museum, Oxford, England.

LITERATURE

PRINGLE, J. W. S., 1957. Insect Flight. Cambridge University Press. — SNODGRASS, R. E., 1956. Anatomy of the Honey Bee. Cornell University.

THE EFFECT OF UNCOUPLING AGENTS ON THE METABOLISM OF INSECT MUSCLE

IVAN NOVOTNÝ

Zoological Institute, Charles University, Prague

Regulatory mechanism of metabolism in insect muscles on account of its general significance has become in past years one of the most studied problems in insect physiology and biochemistry. The greatest part of experiments carried out in this field are performed on isolated systems and particles and entail some difficulties concerning the regulatory mechanism in the whole intact muscle.

In our experiments we were working with intact muscle preparation of the American cockroach *Periplaneta americana* L. described by Kubiřta (1956). The aim of these experiments was to find the conditions under which the uncoupling agents provoke the increase of metabolic rates and find out in what changes in carbohydrate and phosphate metabolism this increase results.

As we found earlier (Novotny 1959) 2,4-dinitrophenol is a very powerful stimulant of cockroach muscle respiration. This has also been found in locust femoral muscles and it seems to be common for intact muscles in opposition to isolated sarcosomes, where Chance and Sacktor (1958) were not able to find out this effect. Similar but smaller effect has another uncoupling agent dicumarol.

The effect of uncoupling agents on metabolism in insect muscles was observed not only in respiration in aerobic conditions but also in glycogen breakdown in anaerobic conditions (Tab. 1). Especially 2,4-dinitrophenol was found to be very effective in stimulating anaerobic glycolysis. It seems, therefore, that the effect of uncoupling agents is not solely due to their action in the mechanism of oxidative phosphorylation.

Table 1.

The effect of uncoupling agents on anaerobic breakdown of glycogen in muscles of the cockroach. Duration of anaerobiosis 20 min. Glycogen expressed in mg%.

Uncoupling agent	Decrease of glycogen
None	172 ± 55
10 ⁻⁴ M 2,4-Dinitrophenol	276 ± 45
10 ⁻³ M 2,4-Dinitrophenol	346 ± 85
10 ⁻³ M Dicumarol	246 ± 39

In further analysis of the action of 2,4-dinitrophenol on insect muscle we have focused our attention on phosphate metabolism. Together with Kubista we have developed a technique for studying phosphate metabolism in intact muscle preparations. The animals were injected with Ringer solution containing P³² and left for four or more days to be sure that the labelling becomes equal in all phosphorus compounds (Winteringham 1956). The experimental procedure consists in freezing and pulverising in liquid air, separation of individual phosphorus compounds by paper ionophoresis and estimating the activity either in paper directly or after elution from individual parts of the paper after autoradiography. The latter procedure has been found more convenient.

Using this technique we found out that intact muscle preparations can be preserved for long period (90 min.) without changing in phosphate compounds distribution. We can suppose, therefore, that the intact muscle preparations can be used for experiments in phosphate metabolism.

The changes in phosphate compounds after application of 2,4-dinitrophenol are very profound. In the Figure we can see that after 20 minutes on injection of 10⁻³ M dinitrophenol there is a pronounced decrease in high energy phosphate compounds. This decrease is accompanied with an increase in anorganic phosphate. The change in adenosine diphosphate (ADP) is small. The relation of adenosine triphosphate (ATP) to adenosine diphosphate (ADP) shifts in favour of ADP. Simultaneously, there is an increase in α-glycerophosphate.

It seems to us that these changes after 20 minutes of dinitrophenol may be explained by assuming that dinitrophenol brings about primarily an acceleration of ATP de-

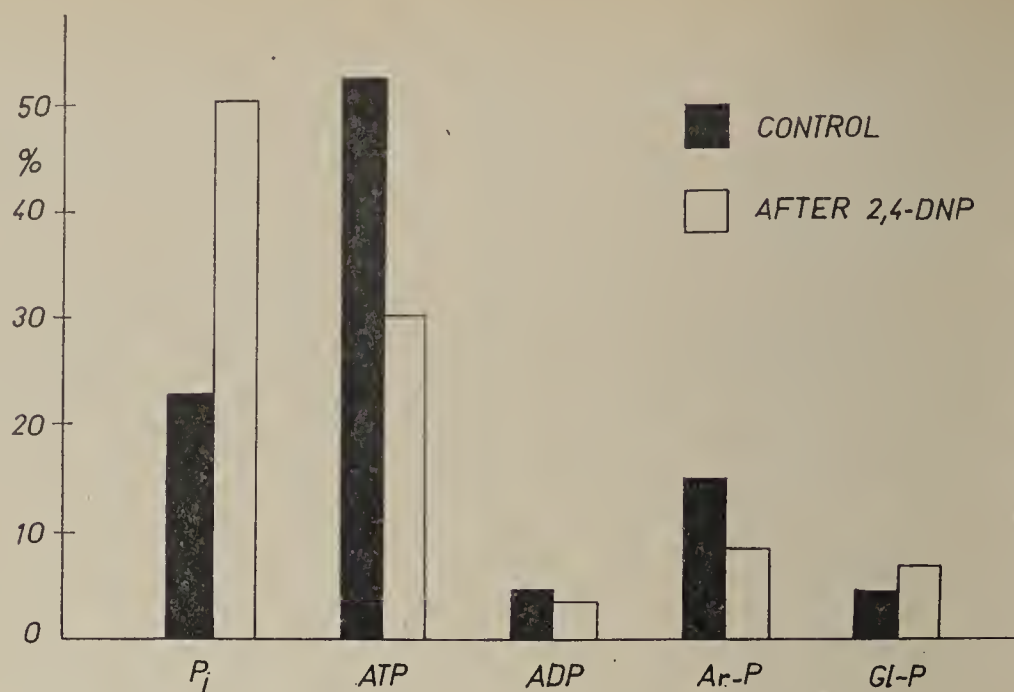


Fig. 1. Changes in the distribution of phosphate compounds after 20 min. of action of 2,4-dinitrophenol expressed in % of total P^{32} activity. P_i -anorganic phosphate, ATP-adenosin triphosphate, ADP-adenosin diphosphate, Ar-P-arginin phosphate, Gl-P- α -glycerophosphate.

phosphorylation. ADP which results from this reaction is on one side rephosphorylated from arginin phosphate through arginin phosphokinase reaction. This leads to a progressive decrease in arginin phosphate. On the other side, ADP is simultaneously transformed by adenylate kinase to AMP and ATP. The consequence of this reaction is a progressive decrease in ATP. Adenosine monophosphate or inosine monophosphate were not detectable in these experiments. The increase of the former was, however, found in anaerobic muscles. Its amount was low and we provisionally suppose that it is further decomposed.

On the basis of the data obtained we cannot yet give a detailed picture of the mechanism of dinitrophenol action in muscle. It seems, however, to us that as far as the regulation of metabolism is concerned, there is one point of special interest, namely the stimulation of glycolysis. It was already mentioned that we were able to demonstrate a marked acceleration of anaerobic glycolysis with dinitrophenol. On application of dinitrophenol aerobically the increase of glycerophosphate shows that this mechanism, i. e. stimulation of glycolysis independent of the stimulation of respiration—occurs in aerobic conditions as well. We can therefore suppose two independent regulatory reactions in dinitrophenol action.

In physiological regulation in carbohydrate metabolism these two independent regulatory actions on glycolysis and respiration should also be postulated. The mobilisation of glycogen during increased respiration cannot be explained only by the decrease of the level of the intermediary metabolites of the Krebs cycle owing to the irreversible step of the glycolysis in phosphorylation of hexose-6-phosphate.

The question arises whether these two regulatory mechanism have common basis. Our results show that the rates both of glycolysis and of respiration are accelerated in comparable extent. This makes likely the assumption that both these processes, glycolysis and respiration, are regulated by the same change in the tissue.

L I T E R A T U R E

- CHANCE, B. and SACKTOR, B., 1958. Arch. Biochem. Biophys. 76, 509. — KUBIŠTA, V., 1956. Acta Soc. zool. bohemoslov. 20, 1888. — NOVOTNÝ, I., 1959. Physiol bohemoslov. 8, 87. — WINTERINGHAM, F. P. W., 1956. Int. J. appl. Radiat. Isotopes 1, 57.

DISCUSSION

- K. U. CLARKE: As a comment rather than a question I have found that the depression of oxygen consumption in mitochondria isolated from *Locusta migratoria* can be reversed when the corpora alata are added to the preparation.
- M. ROCKSTEIN: Does 2-4-Dinitrophenol visibly affect functional ability of flight muscle?
- I. NOVOTNY: In our experiments we used preparations of intact muscle. We did not follow relation between 2,4-dinitrophenol toxicity and flight ability of the insect.
- M. ROCKSTEIN: What was final pH of extraction homogenate prior to determination of inorganic phosphorus and adenine nucleotides?
- I. NOVOTNY: The extraction of inorganic phosphorus and adenine nucleotides was performed in 3% ice-cold perchloric acid. After centrifugation in the cold the extracts were immediately neutralized with potassium hydroxide.
- B. SACKTOR: How does the magnitude of the increase in O_2 consumption obtainable with DNP compare with the respiration of the intact insect during the transition from rest to flight?
- I. NOVOTNY: The oxygen consumption obtained with DNP exceeds the resting values about ten times. During the flight the oxygen consumption is about hundred times higher than in the rest.

THE INFLUENCE OF SERUM ALBUMIN ON OXIDATIVE PHOSPHORYLATION IN MITOCHONDRIA FROM COCKROACH MUSCLE

D. G. COCHRAN

Department of Entomology, Virginia Polytechnic Institute, Blacksburg, Virginia, USA

Introduction

It has been known for some time that mammalian heart and liver mitochondria carry out oxidative phosphorylation at rates which are assumed to be maximal or near maximal when incubated in a properly fortified reaction medium (Lardy and Wellman, 1952; Slater and Holton, 1953). On the contrary, when insect muscle mitochondria (sarcosomes) are incubated in a similar reaction medium, oxidative phosphorylation is usually either completely uncoupled (Sacktor, 1954; Rees, 1954; Sacktor et al., 1958) or is greatly reduced in efficiency (Lewis and Slater, 1954; Wojtczak and Wojtczak, 1959; 1960). The nature of this difference between insect and mammalian mitochondria is not well understood, but it has been demonstrated that the addition of an exogenous protein to the reaction medium greatly stimulates oxidative phosphorylation in insect sarcosomes (Sacktor, 1954; Sacktor, et al., 1958; Wojtczak and Wojtczak, 1959; 1960). Furthermore, of a large number of proteins examined, Sacktor, et al. (1958) have found that crystalline bovine serum albumin produces the greatest stimulation.

A striking parallelism exists between these findings and the results obtained with aged mammalian liver mitochondria in which the reduced efficiency of phosphorylation is largely restored by the addition of serum albumin, provided the aging process has not gone too far (Polis and Shmukler, 1957). These results have been explained on the basis of the release of an uncoupling agent from aged mitochondria which can be counteracted by serum albumin. Subsequently, it has been shown that this uncoupling activity is due to certain unsaturated fatty acids (Hülsmann et al., 1958; 1960). Comparable results have been obtained by Lehninger and Remmert (1959) in their work with "U factor". These

same fatty acids have also been reported from wax moth mitochondrial preparations where they apparently act in a similar manner (Wojtczak and Wojtczak, 1959; 1960).

The question remains as to whether serum albumin is a specific requirement for oxidative phosphorylation in insect mitochondria. Certainly other possibilities can be suggested. For example, the results described thus far are from a rather small number of species. In view of the large number of insect species known to exist, it would not be surprising if some of them possess sarcosomes which more closely resemble those of mammalian tissues than do the ones examined thus far. Likewise, the possibility that the serum albumin requirement is an artifact due to inadequate techniques for preparing insect sarcosomes has not been eliminated. Finally, it may subsequently be shown that the endogenous uncouplers mentioned above are of rather common occurrence or are easily released in insect sarcosomes, thus making it appear that serum albumin is required when in reality it merely binds the uncoupler.

The purpose of the present paper is to present evidence on this subject from two standpoints: first, by using an insect which is different phylogenetically from most species which have been studied as a source of sarcosomes, namely, the American cockroach, *Periplaneta americana* (L.); second, by determining whether the serum albumin effect is influenced by the substrate being oxidized. Experiments dealing with the adequacy of the preparative techniques are now in progress and will be reported elsewhere.

Methods

Sarcosomes were prepared from isolated thoraces of adult male cockroaches which had been adults for more than seven days. The alimentary canals were carefully removed from the thoraces to avoid contamination from this source. Upon isolation, the thoraces were immediately placed in ice cold 0.25 M sucrose. All subsequent preparations were performed in the cold. The following outline will serve to indicate the steps involved in the isolation of sarcosomes:

1. Grind thoraces in glass mortar and pestle until thoroughly pulverized.
2. Remove the gross particles by filtering through 16 layers of cheese cloth. Rinse the residue several times with 0.25 M sucrose to obtain better sarcosomal extraction.
3. Centrifuge at $2,000 \times g$ for 1 minute. Discard precipitate.
4. Centrifuge supernatant at $5,000 \times g$ for 10 minutes. Discard supernatant.
5. Residue is resuspended in 0.25 M sucrose (mitochondrial fraction).
6. Wash sarcosomes twice more with 0.25 M sucrose centrifuging each time at $5,000 \times g$ for 10 minutes.
7. Final residue resuspended in desired amount of 0.25 M sucrose (mitochondrial preparation used in experiments).

The incubation medium varied slightly from substrate to substrate but is essentially as follows: MgCl_2 , 20 μmoles ; phosphate buffer, pH 7.4, 40 μmoles ; glucose, 50 μmoles ; hexokinase, 150 K.M. units; substrate, 60 μmoles ; adenosine diphosphate (ADP), 10 μmoles ; bovine serum albumin (BSA), as indicated; KOH, 5 M in center well; mitochondria (2—4 mg. protein), 0.5 ml; sucrose, 0.25 M to final volume of 2.5 ml; temp., 25°C ; gas phase, air; incubation time, 20 minutes except with glutamate and α -glycerol phosphate for which 15 and 6 minute periods were used, respectively. Oxygen uptake was measured in a conventional Warburg apparatus; phosphorylation was determined by measuring inorganic phosphate present at the beginning and end of the experiment using the method of Fiske and Subbarow (1925). The reaction was started by tipping in glucose and hexokinase from the side arm. Appropriate equilibration periods were used. Cold 50% (W/W) TCA was employed to stop the reaction at the end of the experiment.

Results

The results of experiments dealing with the serum albumin effect in the American cockroach are presented in Table 1. As can be seen, oxidative phosphorylation occurs at a measurable rate with all four substrates in the absence of exogenous serum albumin. In fact, with glutamic acid as substrate the P/O ratio is exactly the same in the absence of serum albumin as it is in the presence of 2.0% serum albumin, the concentration routinely used in insect work. With the other three substrates, however, the P/O ratios are somewhat reduced in the absence of serum albumin. The greatest reduction occurred when *l* p h *a*-glycerol phosphate was used as substrate.

The alternations in P/O ratios are a reflection of certain changes in the rates of oxidation and phosphorylation which occur as the concentration of serum albumin is varied. The data show that a progressive increase in the rate of oxidation of each substrate examined accompanies the increase in serum albumin concentration from zero to 2.0%. Some exceptions do exist, but the trend is clear. On the other hand, a rather sharp increase in the rate of phosphorylation occurs with the addition of even the lowest concentration of serum albumin. This is largely responsible for the increase in P/O ratios which resulted from the addition of protein. Furthermore, phosphorylation tends to increase up to a maximum, beyond which it declines slightly. As a result, the highest concentrations of albumin actually inhibit oxidative phosphorylation. Thus it appears that in the American cockroach, the optimum concentration of serum albumin when it is present in the reaction medium is more nearly in the order of 0.2 to 0.4% than the routinely used 2.0%.

Discussion

The results presented in this paper bear out the earlier findings that serum albumin is not an absolute requirement for oxidative phosphorylation in sarcosomes from most of the insects which have been examined, although it usually produces some stimulation. At the present time the most notable exception to this statement is the housefly (Sacktor, 1954; Sacktor et al., 1958). Further experimentation will be required before a satisfactory explanation of this difference can be achieved. However, one possibility can be suggested in view of the recent finding that the probable role of serum albumin is the binding of unsaturated fatty acids which act as uncouplers of oxidative phosphorylation (Hülsmann et al., 1958; 1960). This possibility is a quantitative difference in readily available unsaturated fatty acids or perhaps a difference in the ease of their formation or release in sarcosomes from various insects. This would imply that only a limited amount of uncoupler is active in roach sarcosomes, whereas in housefly sarcosomes a considerably larger amount is available. Some support for this explanation exists in the work of Lehninger and Remmert (1959) in which they found a direct relationship between the amount of uncoupler present and the extent of uncoupling.

The binding of an uncoupler from cockroach sarcosomes can account for the stimulating effect on oxidative phosphorylation produced by the low and intermediate concentrations of serum albumin (Table 1). It appears, however, that a different interpretation must be given to the inhibitory response which is evident at the 2.0% level. Perhaps at this level the protein is binding not only uncoupler, but also other lipid material which is essential for maximum phosphate esterification. Alternatively, it can be suggested that at the higher levels the serum protein is itself undergoing an ATP-dependent catabolism such as described by Penn (1960) in liver and brain mitochondria.

It is also evident from the present data that the uncoupling effect, which is reversed by the addition of serum albumin, is influenced by the substrate being oxidized. It is quite clear that a marked uncoupling of oxidative phosphorylation occurs when *l* p h *a*-ketoglutarate, *l* p h *a*-glycerol phosphate and succinate are being oxidized in the ab-

Table 1.
The Serum Albumin Effect on Oxidative Phosphorylation in the American Cockroach

Substrate	No. of Experiments	B S A Con- centration %	ΔO μ Atoms	ΔP μ Moles	P/O
Alpha-Ketoglutarate	14	0	4.32	8.5	2.0
	8	0.04	4.90	14.8	3.0
	7	0.08	4.35	13.1	3.0
	8	0.16	4.82	14.1	2.9
	13	0.40	5.15	15.6	3.0
	12	0.80	5.48	15.9	2.9
	13	2.00	5.95	14.8	2.5
Glutamic acid	18	0	4.87	13.8	2.8
	14	0.08	5.55	17.8	3.2
	14	0.16	5.99	19.1	3.2
	18	0.40	6.25	20.0	3.2
	14	0.80	6.33	18.9	3.0
	16	2.00	6.09	17.2	2.8
Alpha-glycerol phosphate	8	0	4.14	2.3	0.6
	6	0.08	4.97	7.1	1.4
	6	0.16	5.25	9.3	1.8
	6	0.40	5.02	8.4	1.7
	8	0.80	5.27	7.2	1.4
	6	2.00	5.15	7.6	1.5
Succinic acid	8	0	3.34	2.2	0.6
	7	0.08	3.25	4.2	1.3
	7	0.16	3.23	4.1	1.3
	7	0.40	3.19	4.7	1.5
	7	0.80	3.66	5.1	1.4
	7	2.00	4.23	5.1	1.2

sence of exogenous protein. Whether there is a common site of uncoupling for these three substrates is open to question, although such a possibility exists. On the other hand, when glutamate is being oxidized the amount of uncoupling is quite small. The metabolic significance of this finding, if any, is not yet apparent, but it may indicate that differences in the mechanism of oxidative phosphorylation exist between glutamate and particularly α l p h a-ketoglutarate. The unusually high P/O values reported for glutamate are perhaps indirect support for this speculation.

REFERENCES

FISKE, C. H. and SUBBAROW, Y., 1925. The colorimetric determination of phosphorus. J. Biol. Chem. 66, 375. — HÜLSMANN, W. C., ELLIOTT, W. B. and RUDNEY, R., 1958. The nature and action of mitochrome. Biochim. Biophys. Acta. 27, 663. — HÜLSMANN, W. C., ELLIOTT, W. B. and SLATER, E. C., 1960. The nature and mechanism of action of uncoupling agents present in mitochrome preparations. Biochim. Biophys. Acta, 39, 267. — LARDY, H. A. and WELLMAN, H., 1952. Oxidative phosphorylation: role of inorganic phosphate and acceptor systems in control of metabolic rates. J. Biol. Chem. 195, 215. — LEHNINGER, A. L. and REMMERT, L. F., 1959. An endogenous uncoupling and swelling agent in liver mitochondria and its enzymic formation. J. Biol. Chem. 234, 2459. — LEWIS, S. E. and SLATER, E. C., 1954. Oxidative phosphorylation in insect sarcosomes. Biochem. J. 58, 207. — PENN, N. W., 1960. The requirements for serum albumin metabolism in subcellular fractions of liver and brain Biochim. Biophys. Acta. 37, 55. — POLIS, B. D. and SHMUKLER, H. W., 1957. Mitochrome. I. Isolation and physicochemical properties. II. Enzymatic effects: J. Biol. Chem. 227, 419. — REES, K. R., 1954. Aerobic metabolism of the muscles of *Locusta migratoria*. Biochem. J. 58, 196. — SACKTOR, B., 1954. Investigations on the mitochondria

of the housefly, *Musca domestica* L. III. Requirements for oxidative phosphorylation. J. Gen. Physiol. 37, 343. — SACKTOR, B., O'NEILL, J. J. and COCHRAN, D. G., 1958. The requirement for serum albumin in oxidative phosphorylation of flight muscle mitochondria. J. Biol. Chem. 233, 1233. — SLATER, E. C. and HOLTON, F. A., 1953. Oxidative phosphorylation coupled with the oxidation of α -ketoglutarate by heart-muscle sarcosomes. Kinetics of the oxidative phosphorylation reaction and adenine nucleotide specificity. Biochem. J. 55, 530. — WOJTCZAK, L. and WOJTCZAK, A. B., 1959. The action of serum albumin on oxidative phosphorylation in insect mitochondria. Biochem. Biophys. Acta, 31: 297. — WOJTCZAK, L. and WOJTCZAK, A. B., 1960. Uncoupling of oxidative phosphorylation and inhibition of ATP-P_i exchange by a substance from insect mitochondria. Biochim. Biophys. Acta, 39, 277.

DISCUSSION

E. H. COLHOUN: Have you determined whether roach sarcosomes age in the sense that vertebrate heart sarcosomes age?

COCHRAN: No.

D. STEGWEE: I would like to ask Dr. Cochran whether he is aware of the work by Van den Bergh & Slater and whether he would think that the effect discovered by these authors is also due to protein?

It might be worth while to mention that we independently discovered the stimulative effect of supernatant upon sarcosome respiration and phosphorylation in the Colorado potato beetle.

COCHRAN: Such stimulators are poorly defined as yet, but they may be proteins.

SACKTOR: In response to the question of Dr. Colhoun based on the two criteria of an increase in ATPase activity and oxidative phosphorylation, fly flight muscle mitochondria can be aged.

In response to the inquiry of Dr. Stegwee I wonder whether he added supernatant to a mitochondrial system oxidizing α -glycero-phosphate.

NEUES ÜBER DEN MECHANISMUS DES FARBENSEHENS DER INSEKTEN

G. A. MAZOCHIN-PORSHNJAKOV

Institut für Biophysik der Akad. der Wiss. UdSSR

Die Grundaufgabe des Studiums des Farbensehens von Insekten und überhaupt von Tieren wird auf die Kenntnis der Zahl und der Spektralempfindlichkeit von Netzhautrezeptoren zurückgeführt. Wenn die Netzhaut nur einen Rezeptoren-Typ enthält, so hat sie kein Farbsehen. Das Vorhandensein in der Netzhaut von zwei oder mehr Rezeptoren-Typen gestattet es, das Farbsehen zu verwirklichen. In bezug auf das Sehen der Menschen wurde dieses Problem im Laufe der Zeit auf Grund kalorimetrischer Experimente gelöst — auf Grund Visualgleichens von physikalisch verschiedenen Strahlungen. Die Daten der kalorimetrischen Versuche — die Energien und Spektralzusammensetzungen von visualidentischen Strahlungen — kennzeichnen unmittelbar und objektiv die Arbeit der Augenrezeptoren.

Das Farbsehen der Insekten hat man bis jetzt mit anderen Methoden untersucht. Die mit ihrer Hilfe erhaltenen Daten haben vorwiegend fenomenologischen Charakter, und sie geben nicht ausreichende Information über das Verständnis des Farbensehensystems von Insekten. Es sind weder Zahl der Augenrezeptoren noch um so mehr ihre Spektralempfindlichkeitskurven, sogar für eine so gut erforschte Art wie es die Honigbiene ist, bestimmt.

Ich habe für die Untersuchung des Systems des Farbensehens von Insekten, und zwar von Libelle (*Libellula quadrimaculata*), ihrer Larve sowie der Stubenfliege (*Musca domestica*) die kolorimetrische Methode samt der elektrophysiologischen Registrierung (ERG) der Augenleistung verwendet. Mittels eines speziell gebauten Kolorimeters war es möglich, für das Auge von Insekten verschiedene monochromatische Strahlungen

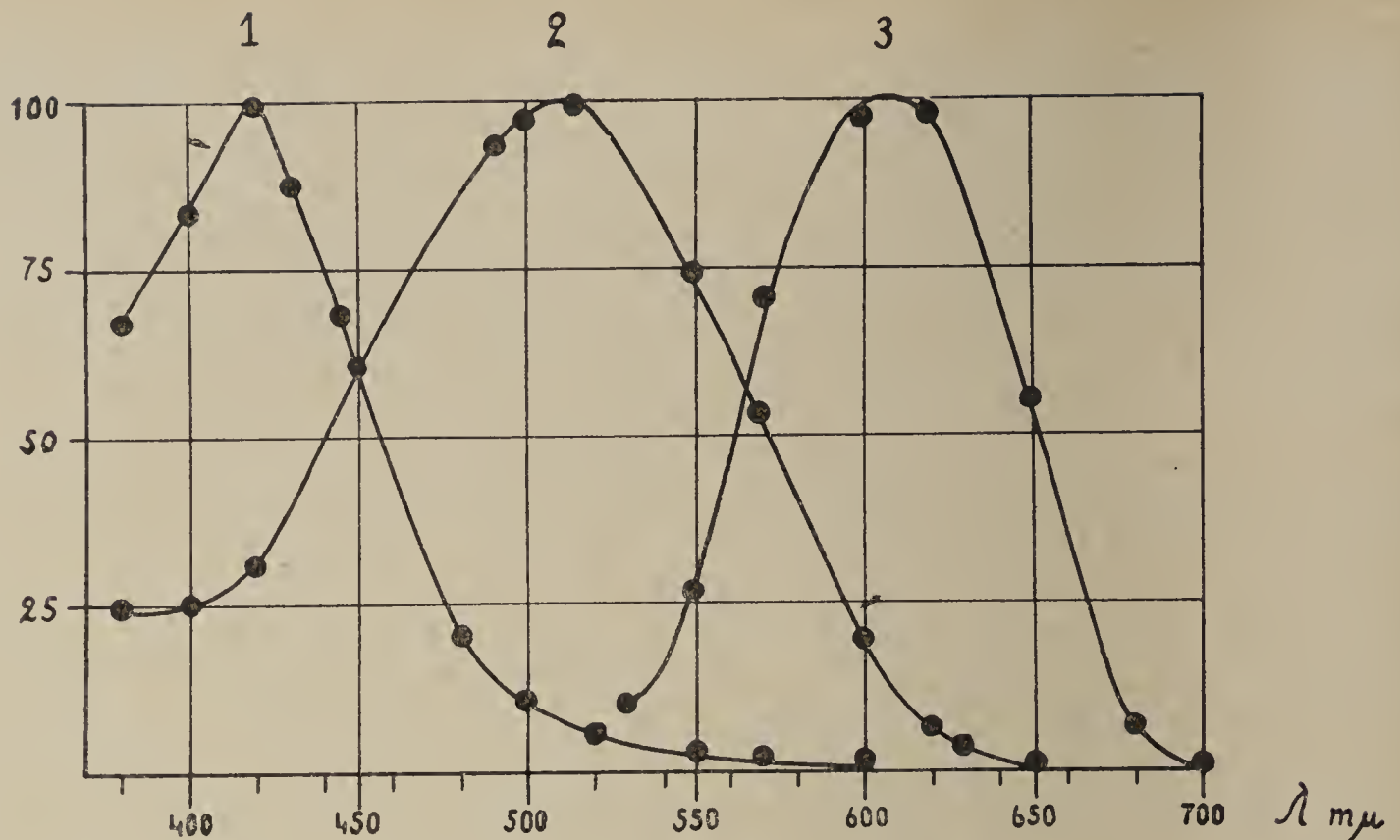


Abb. 1. Die Spektralempfindlichkeitskurven der Augenrezeptoren von Libellen-Imago (Mittelwerte von 7 Tieren).

1. Einziger Rezeptor des oberen Augenteiles. — 2. kurzwelliger Rezeptor des unteren Augenteiles.
3. Langwelliger Rezeptor des unteren Augenteiles.

Abszisse: Lichtwellenlänge in $m\mu$; Ordinate: Relative Empfindlichkeit für energiegleiches Spektrum in Prozenten vom Maximum jeder Kurve.

zu bestimmten Mischungen von ein und denselben Grundstrahlungen dieses Geräts visual gleichzustellen (bis zu voller Gleichheit). Es war möglich, also beliebiges Spektrallicht wie eine Mischung von ein und denselben Grundlichtern des Kolorimeters zum Ausdruck zu bringen. Die gegenüberzustellenden Farbfelder des Kolorimeters waren in der Zeit getrennt, d. h. es war möglich, mit Hilfe des Verschlusses die zu messende Spektralstrahlung rasch und pausenlos durch das Grundlicht oder (wenn es nötig war) die Mischung von mehreren Grundlichtern zu ersetzen. Über volle Visualidentität der gegenüberzustellenden Strahlungen habe ich auf Grund der Abwesenheit eines Retinogramms während des Ersetzens von einer Strahlung durch eine andere geurteilt. Die kolorimetrischen Experimentaldaten haben es erlaubt, die sog. „Eichreizkurven“ zu berechnen und nach ihnen die Zahl und Spektralempfindlichkeitskurven der Augenrezeptoren festzustellen.

Die Eigenschaften des Sehens der verschiedenen Facettenaugenteile einer erwachsenen Libelle haben sich als verschieden erwiesen. Der grüne Unterteil des Auges besitzt dichromatisches Farbsehen, da für ihn alle Spektrallichter von bestimmter Mischung von nicht mehr als zwei Grundlichtern ununterscheidbar sind. Im Augenunterteil funktionieren also zwei Rezeptoren-Typen: „kurzwellige“ und „langwellige“ Rezeptoren. Der kurzwellige Rezeptor ist für einen breiten Spektralbereich von UV ($\lambda < 365 m\mu$) bis zu den Rotstrahlen ($\lambda \sim 650 m\mu$) empfindlich und er hat zwei Empfindlichkeitsmaxima: bei $515 m\mu$ und ein kleineres bei $365 m\mu$. Der langwellige Rezeptor ist für $\lambda 490-700 m\mu$ empfindlich (das Maximum bei $610 m\mu$). Der braune Oberteil des Libellen-Auges ist farbenblind. In diesem Teil befindet sich ein besonderer nur für UV- und Blau-Violett-Lichter empfindlicher Rezeptor mit dem Maximum bei $420 m\mu$ (Abb. 1).

Der scharfe Unterschied im Aufbau der beiden Augenhälften der Libelle hat wichtige biologische Bedeutung. Die Libelle ist ein seine Opfer in der Luft angreifender Luft-

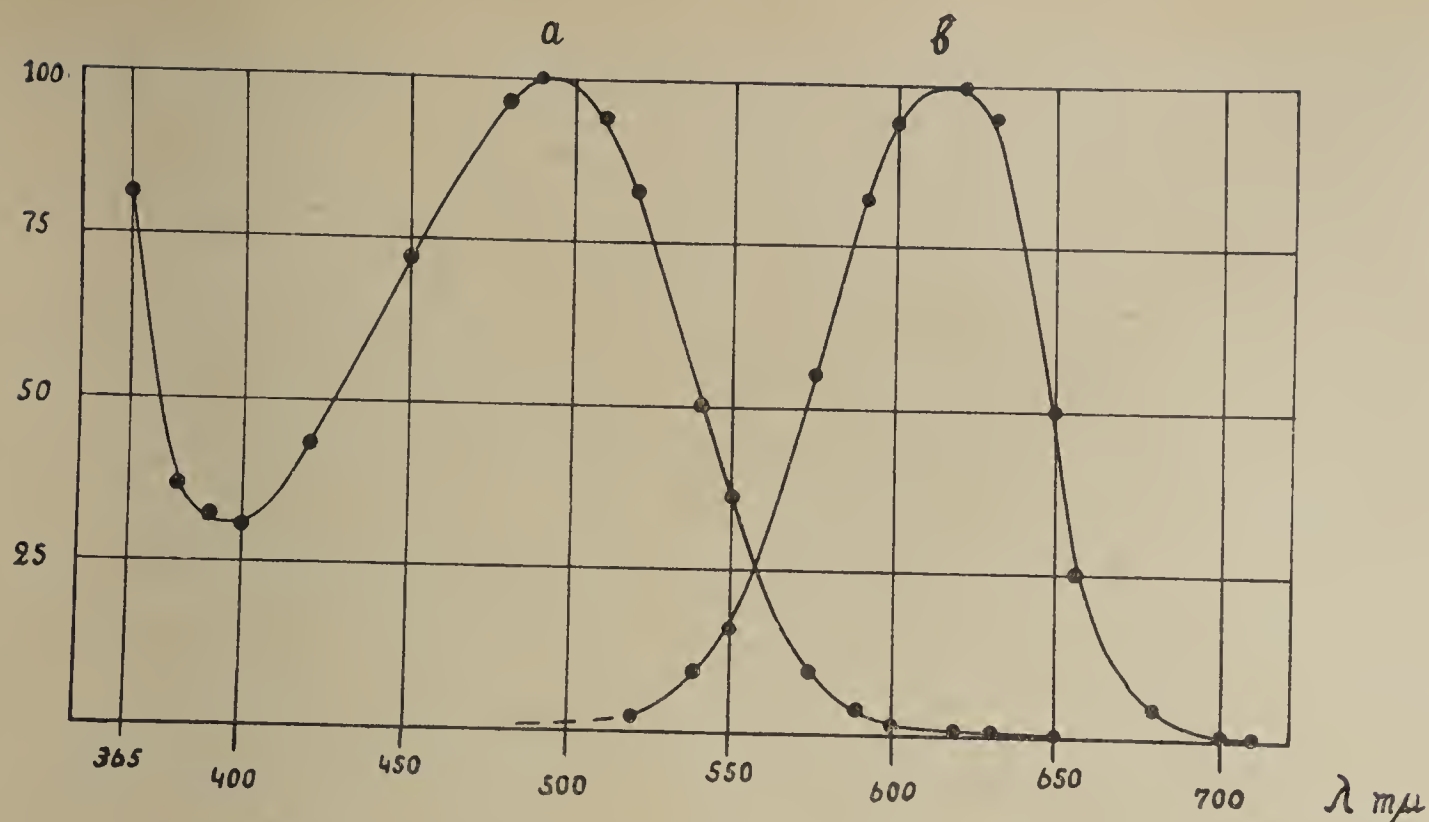


Abb. 2. Die Spektralempfindlichkeitskurven der Augenrezeptoren von *Musca domestica*. Mittelwerte aus 300 Messungen an 25 Tieren.

- a) Empfindlicher zum lichtkurzwelligen Rezeptor.
 b) Langwelliger Rezeptor, der nur im Tageslicht funktioniert.

jäger. Wegen der halbsphärischen Oberfläche jedes Auges sieht die Libelle gleichzeitig nach allen Richtungen. Befindet sich das Opfer höher als die Libelle, so stellt es einen dunklen Punkt am hellen Hintergrund des blauen Himmels dar. Es ist an ihm bei solch einem starken Gegenlicht bei schwacher Beleuchtung von unten zu schwer, irgendeine Einzelheit zu erkennen, aber es ist ganz leicht, das Objekt als ein solches zu bemerken, d. h. die Anwesenheit von einem dunklen Punkt im Sehfeld zu bemerken. Die Bemerkbarkeit eines Objekts am Hintergrund des Himmels bei ein und denselben Verhältnissen ist desto größer, je höher die Empfindlichkeit des Auges zum Himmelslicht ist. Gerade der Art sind die Eigenschaften der zum Himmel orientierten Augenhälfte: sie hat eine Maximalempfindlichkeit für die von dem Himmel zerstreuten Violett-Blaustrahlen. Die Facetten des Oberteiles sind dabei die größeren. Ganz anders ist es, wenn sich das Opfer unter der Libelle befindet, d. h. wenn auf den Hintergrund des Bodens gesehen werden soll. Um das Opfer unter diesen Verhältnissen zu bemerken, ist es nützlich, über Farbsehen und große Sehschärfe zu verfügen. Der Unterteil des Libellenauges, der vorwärts, zur Seite und nach unten gerichtet ist, ist gerade mit solchen Eigenschaften versehen. Ordnet sich das Opfer unter der Libelle an, kann dieser Räuber sein Opfer auf Grund dessen Farbe gegen den Hintergrund unterscheiden und mittels kleinerer Facetten mehr Einzelheiten an ihm bemerken.

Das Auge der Libellenlarve hat einen einzigen Rezeptor, der der Spektralempfindlichkeit nach dem kurzwelligen Rezeptor des farbentüchtigen Augenteils des Imagos gleicht.

Bei der Stubenfliege hat das ganze Auge dichromatisches Farbsehen, aber es funktionieren die beiden Rezeptoren nur bei höherer (Tages-) Beleuchtung. Im Dämmerlicht ist die Fliege farbenblind, weil für schwaches Licht nur ein kurzwelliger Rezeptor empfindlich ist. Die Spektralempfindlichkeitskurve von diesem tief adaptierenden Rezeptor erfaßt ein breites Spektralgebiet vom UV-Bereich bis zum Rot mit λ 650 μ und hat zwei Maxima: bei 365 und 490 m μ . Bei der Lichtstärke von mehr als 10 Lux schließt sich der zweite langwellige Rezeptor in die Arbeit ein, der dem langwelligen Rezeptor des Unterteiles des Auges vom Libellen-Imago ähnlich ist (Abb. 2).

Vergleichen wir die Spektralempfindlichkeitskurven der Rezeptoren der Libelle und der Fliege mit den Spektralabsorptionskurven der zur Zeit bekannten Sehstoffe von Tieren, so ist der kurzwellige Rezeptor des Unterteiles des Libellenauges dem Porphyr-opsin ähnlich, der kurzwellige Rezeptor des Fliegenauges aber ähnelt dem Rodopsin (Wald, 1958). Die langwelligen Rezeptoren von diesen Insekten ähneln der Spektral-empfindlichkeit nach mehr oder weniger dem Cyanopsin.

Die Unterscheidungsempfindlichkeit für die Spektralfarben im gelb-grünen und orangeroten Spektralbereich ist ziemlich groß: Die Fliege unterscheidet monochromatische Farben, die sich nach der λ um 3—7 m μ differieren. Die Kontrastempfindlichkeit des Fliegenauges erreicht etwa 3%, d. h. die Fliege unterscheidet zwei ihrer Spektralzusammensetzung nach gleiche Strahlungen bei einem Energieunterschied von 3%.

Im ganzen kann man die Eigenschaften des Farbensehens der Libelle und der Fliege in den Fachausdrücken, mit denen der Mensch seine Farbempfindungen benennt, auf folgende Art kennzeichnen. Für diese Insekten gibt es keine Farbe, die im Spektrum fehlt. Alle Mischfarben, die entweder alle Spektralstrahlen (weiße und graue Farben) oder die Strahlen von gegenüberliegenden Spektral-Enden (Purpurfarben) enthalten, sind bei einigen Helligkeitsverhältnissen für diese Insekten gegen Grün, Gelb, Orange und Hellrot ununterscheidbar. Die Blau-, Violett- und UV-Strahlungen sind bei einigen Helligkeitsverhältnissen für die Fliege und Libelle untereinander auch ununterscheidbar, sind aber stets gegen alle Farbtönungen von Blau-Grün, Grün, Gelb usw. bis zum Dunkelrot unterscheidbar.

IS THE MOSAIC THEORY OF INSECT VISION TRUE?

E. T. BURTT and W. T. CATTON

Depts. of Zoology and Physiology, King's College, Newcastle upon Tyne, England

The apposition insect eye is usually believed to function according to the plan in Fig. 1 (a) i. e. each ommatidium is supposed to receive light from a very small part of the visual field which is nearly equal to the angular projection of the ommatidium. If this is true, then in Fig. 1 (a) the first ommatidium on the left will be illuminated by a black stripe, the second by a white stripe and so on. This is the mosaic theory of Johannes Muller. On the other hand in the superposition eye an image is formed due to light being refracted by several ommatidia.

The present paper claims that insect eyes are not strictly of either of the above types, but that a succession of images in depth is formed even in eyes previously described as apposition eyes (e. g. *Calliphora*). This explains the unexpectedly high sensitivity to movement found in the eyes of *Locusta*, *Calliphora* and *Phormia*.

Observations

Visual responses of *Locusta* (Orthoptera; Acridiidae) and *Calliphora* and *Phormia* (Diptera; Cyclorrhapha) were recorded by amplification of nervous impulses detected in the optic lobe itself with a shielded silver in glass microelectrode or in the thoracic nerve cord (Burtt and Catton 1956).

Stimuli were of two kinds:

(a) Movement of a small light ("a point source"). With this stimulus spike responses were obtained in the nerve cord of *Locusta* with a mean threshold for movement of the light of 0.3° and even in some cases as low as 0.2° (Burtt and Catton 1956).

(b) Movement of a pattern of alternating black and white stripes of equal width across a window in an opaque screen to eliminate any response to the edges of the

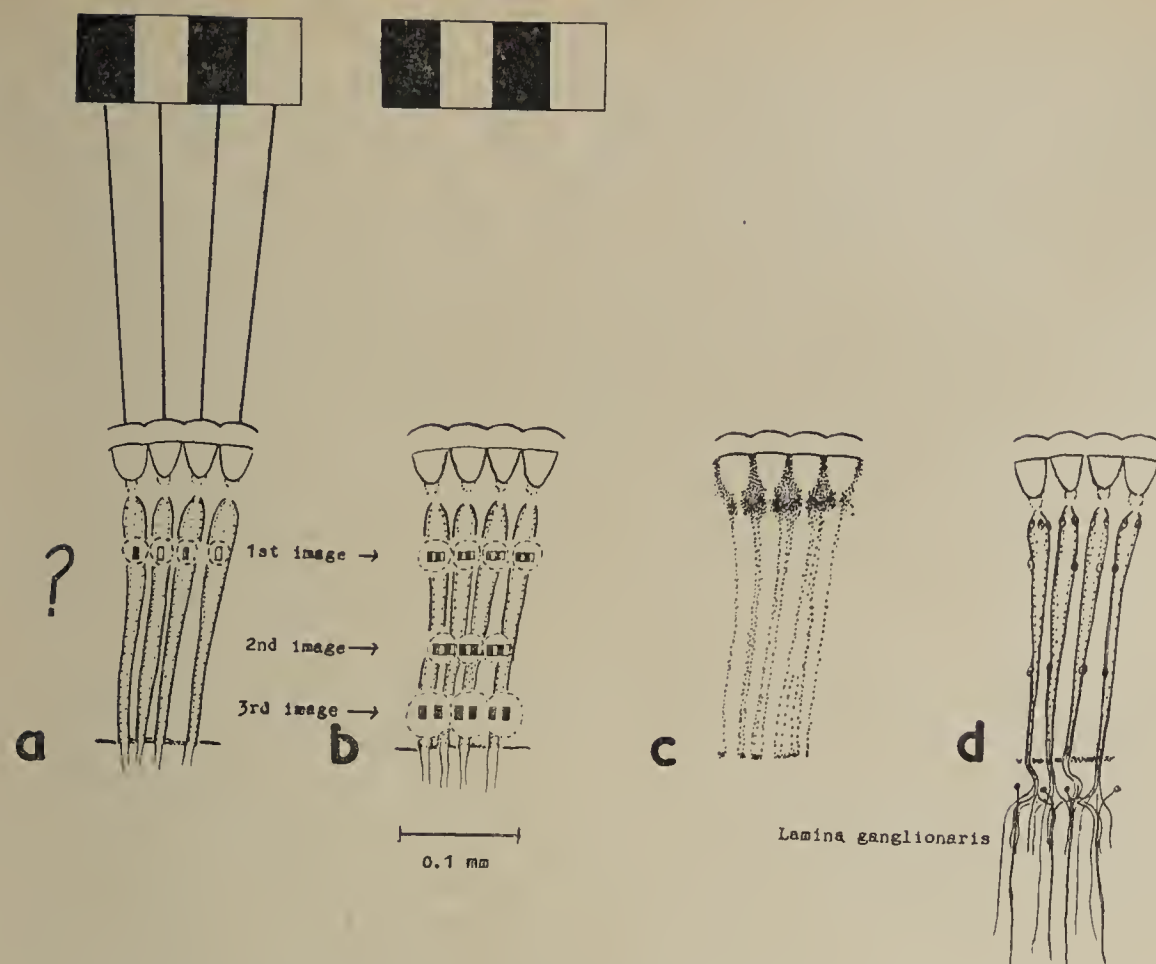


Fig. 1. Camera lucida drawings of four ommatidia from the compound eye of *Calliphora*.
 (a) Image formation according to the mosaic theory.
 (b) Image formation according to the present paper.
 (c) Pigmentation of the eye.
 (d) Arrangement of the nerve fibres from the retinula cells in the lamina ganglionaris.

pattern. This gave responses of more than 5 out of ten trials for angular separation of adjacent black (or adjacent white) stripes for separations as low as 0.2° in *Locusta* (mean = 0.3°); as low as 0.18° (mean = 0.25°) in *Phormia*; and as low as 0.28° (mean 0.3°) in *Calliphora*.

The above results cannot be explained on the conception of the compound eye shown in Fig. 1 (a); particularly the results with stimulus (b) above. The black and white stripes demand a higher resolving power from the compound eye.

Previously the resolving power of the optical system of the apposition eye has been thought to be limited by the resolving power of the single ommatidial lens (Barlow 1952). In Fig. 1 (b) this is seen to have a width of 32μ ; and taking light of wavelength $4700\text{ \AA}$ this gives a theoretical resolution of stripes with a separation of 1.03° . This is a much wider separation than that found in our observations. Accordingly, eye slices were examined to see if any image comparable with the supersposition image found by Exner (1891) in *Lampyrus* occurs in these insects. Such an image is formed by light entering a group of ommatidial lenses which is an optical system of larger aperture and therefore of higher resolving power.

Eye slices

Eyes of *Locusta*, *Calliphora* and *Phormia* were frozen with carbon dioxide and slices made tangentially containing the cuticle, cones and primary iris pigment (following Exner 1891).

The image close to the apex of the cones was found (Exner 1891, Vigier 1907) and the resolution of the lenses forming these images was tested by removing the mirror and condenser of a microscope and illuminating the eye slice from below with a lamp. Each lens then forms a minute image of the lamp at its focal point. If a pattern of equally spaced black stripes on glass is interposed between the light and the eye slice,

then the image of the stripes appears at the focal point of the ommatidal lens. Broad stripes are resolved, very fine stripes show as a blur. In this way the resolving power of the ommatidal lens is tested and found to be 1.05° in *Calliphora* which is closely comparable to the theoretical expectation.

Deeper in the eye slice other images can be seen, shown as 2nd and 3rd images in Fig. 1 (b). When tested with stripes these images are found to have been produced by optical systems having approximately twice and three times the resolving power of the single ommatidal lenses i. e. 0.5° and 0.38° in *Calliphora*. This suggests that the optical system producing these images has the aperture of two and three ommatidal lenses respectively.

Fourth and fifth images occur deeper still in the eye, but the fifth certainly falls behind the basement membrane and so cannot be functional, and the fourth is doubtfully functional.

The optical system producing the third image has nearly the resolving power needed to explain the response to stimulus in (b) above. The image so formed is comparable to Exner's superposition image, but the latter is only one of a series of images.

If the existence of this image is admitted, the next problem is "Are the dimensions of the retinula cell comparable to the dimensions of the stripes in the 3rd order image at the limit of resolution? i. e. is the structure of the insect retina fine enough?"

Histology of the retinula and first synaptic region

By using the Bielschowsky and Gros-Schulze silver methods each retinula cell is found to have a separate fibre connecting it with the first synaptic region or lamina ganglionaris (Fig. 1 d). This agrees with Vigier (1907) in *Calliphora*, Cajal and Sanchez (1915) and Eltringham (1918) in *Vanessa*. Further in agreement with Cajal and Sanchez in *Calliphora* and Meyer (1951) in *Musca* it was found that in *Calliphora* and *Phormia* the fibres from any one ommatidium spread out at the level of the lamina ganglionaris and formed synaptic connections with different nerve cells at this level (Fig. 1 d). This has not yet been established in *Locusta*. In the two Diptera the retinula cells of one ommatidium pursue separate and divergent courses in the lamina ganglionaris. This finding is against the view that the ommatidium works as a single whole, and points rather to the single retinula cell as the basic physiological unit.

The separation of the retinula cells appears to be fine enough to detect the finest images responded to by the eye as a whole. The ommatidium at the level of the 3rd image is composed in *Calliphora* of 8 radially arranged cells of a total diameter of 5–6 μ . The separation of the stripes in the 3rd image when measured at the limit of resolution was 1.6 μ . If the ommatidium worked together as a single unit in this case, it is difficult to understand how such fine stripes could be resolved. On the other hand, if each retinula cell functions separately, then the image of such fine stripes falling on the ommatidium is more likely to affect differentially the retinula cells of which it is composed.

The nature of insect vision

Each ommatidium covers a relatively wide field of view (Waterman 1954 in *Limulus*, Burtt and Catton 1954 in *Locusta*). This was noted earlier by Exner and Vigier by examining the image at the apex of the cones of adjacent ommatidia. These images overlap to a marked extent. The present authors would add that images at successive depths in the eye can be detected and can stimulate the eye.

The whole situation seems hopelessly confused. What remains of the mosaic image? Vigier (1907) suggested that while the images of adjacent ommatidia overlapped, yet the neural arrangement shown in Fig. 1 (d) allowed comparable parts of the visual

field to be dealt with by single retinula cells in adjacent ommatidia. In this way he conceived of a "neuromosaic image" produced by the action of the nervous system.

The present authors suggest that the search in the insect eye for any single image (however produced) is illusory. Let us suppose that the main function is the detection of movement in the visual field. All that such an eye needs is:—

I) An optical means of producing an image on the photosensitive cells. Such an image need not represent exactly the object but it must represent the discontinuities of the object if movement is to be detected. The optical system must have resolving power sufficient to produce discontinuities in the image when the object is discontinuous.

II) The photosensitive cells must be sufficiently closely arranged to detect the pattern produced by the optical system.

III) The photoreceptors must respond fast enough.

This last is a matter which has not come to the fore in the present work but is clearly essential for an understanding of the action of the eye in the living insect (Autrum 1950).

The above view suggests that there might be very little form vision in insects and the work of Hertz (1934) in *Apis* suggests that form vision as it is known to the human eye is only rudimentary.

But there is still the problem of how insects orientate themselves using their eyes and this (as we know from the light compass reaction) they do accurately. Even if the compound eye tells the insect no more than that "something is moving in that direction", nevertheless, the direction is accurately known.

In Fig. 1 (b) all the ommatidia will be stimulated by movement of the stripes. In fact, in *Locusta* a point source in the field of view will illuminate about 20 ommatidia in the vertical plane and about 8 in the horizontal plane. A movement will cause movement in the field of view of all these ommatidia and it could potentially stimulate all of them. But insects orientate more accurately than this would suggest (e. g. v. Frisch 1950 in *Apis*). No doubt the central ommatidia of this group are more strongly illuminated than the more peripheral ones. Is there then some inhibition of the more peripheral ones? The problem comes back to the central nervous system. All that can be claimed for the present work is that it shows that the functioning of the insect eye is more complex than most entomologists suppose.

REFERENCES

- AUTRUM, H., 1950. *Z. vergl. Physiol.* 32, 176—227. — BARLOW, H. B., 1952. *J. Exp. Biol.* 29, 667—674. — BURTT, E. T. & CATTON, W. T., 1954. *J. Physiol.* 125, 566—580. — BURTT, E. T. & CATTON, W. T., 1956. *J. Physiol.* 133, 68—88. — BURTT, E. T. & CATTON, W. T., 1959. *J. Physiol.* 146, 492—514. — CAJAL, S. R. & SANCHEZ, D., 1915. *Trab. Lab. Invest. Biol. Univ. Madr.* 13, 1—164. — ELTRINGHAM, H., 1918. *Trans. Ent. Soc. Lond.* 1—49. — EXNER, S., 1891. *Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insekten*, Leipzig. — FRISCH, K. von., 1950. *Experientia* 6, 210—221. — HERTZ, M., 1935. *Naturwiss.* 23, 618—624. — MEYER, R. F., 1951. *Zool. Jb. Anat.* 71, 413. — VIGIER, P., 1907. *C. R. Acad. Sc.* 145, 532—536 & 145, 633—636. — WATERMAN, T. H., 1954. *Proc. Nat. Acad. Sci. Wash.* 40, 258—262.

DISCUSSION

Dr. M. L. WOLBARSH: A single ommatidium has its highest sensitivity in the center of the visual field. Although the visual fields of adjacent ommatidia overlap, a small movement within the field will still give a difference signal between the two receptors.

ON THE GRAVITY SENSE OF A SATURNIAN CATERPILLAR

NOBUMASA YAGI

Fac. Sericulture and Textile, Shinshu University, Ueda, Japan

Four types of cocoon are spun by the caterpillars in the family *Saturniidae* depending on their modes of attachment with the silk thread to the outside material and, of the formation or nonformation of the exit for the adult, viz., 1) stalkless and closed; 2) stalked and closed; 3) stalkless and opened, and 4) stalked and opened type.

In each case the last position of the pupal head is directed upward negatively to the gravity in nature. The direction of the exit formation of *Dictyoploca japonica* is controlled primarily by the gravity and secondly by the light.

In the dark box the larva makes the exit on the upper end of the cocoon when it is attached to the vertical wall. If the light comes from side slit the opening is made toward the light and the cocoon situates horizontally.

The formation of the exit by the saturnian caterpillars during cocoon construction has been treated behaviorally by the author (1926) and Williams (1953). The conclusion of Williams is that the exit formation is controlled by the proprioceptive senses in the body of matured caterpillar corresponding to the environmental stimulations.

The author tried to determine the primary sense center of gravity in the caterpillar of Japanese wild saturnian cocooner by suspending the matured worm in the field of strong magnet. Before putting the larva, an iron piece of 1 cm long was intruded from anus toward rectum. The larva was enclosed with a copper net being surrounded by enough of space to spin the cocoon, it did not make a exit hole on the upper side or under side of the cocoon. And the adult was trapped in the cocoon. The result will suggest that the primary sense center to the gravity locates at the terminal ganglion.

LITERATURES CITED

YAGI, N. The cocooning behaviour of a Saturnian caterpillar (*Dictyoploca japonica*): a problem in analysis of insect conduct. Jour. Exp. Zool., v. 46, no. 2, Oct. 5, 1926. — VAN DER KLOOT, W. G. & WILLIAMS, C. M., Cocoon construction by the *Cecropia Silkworm*. 1, Behaviour, v. 5, n. 2, and 11, Behaviour, v. 5, n. 3, 1953.

DONNES SUR L'AUTOTOMIE CHEZ LES PHASMES

B. POSSOMPES

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

Cette étude porte sur quatre espèces de Phasmes: *Carausius morosus*, *Sipyloidea sipyilus*, *Clitumnus extradentatus* et *Eurycnema gigas*.

Au niveau d'autonomie, articulation ankylosée du trochanter et du fémur, la cuticule présente des modifications liées à des caractéristiques sécrétrices locales particulières de l'épiderme. L'exocuticule y atteint une épaisseur relative considérable au détriment de l'endocuticule réduite jusqu'à devenir indiscernable. Ainsi se réalise une ceinture sclérotisée rigide, cassante, qui, sur tout le pourtour de l'appendice, constitue un lieu prédéterminé de fracture.

Dans la région dorsale de ce niveau d'autonomie, se rejoignent deux languettes cuticulaires issues respectivement du trochanter et du fémur; des muscles recevant un rameau du nerf moteur de la patte unissent l'une à l'autre ces expansions tégumentaires. La contraction de ces muscles tend à rapprocher les deux languettes, entraînant ainsi la rupture de leur jonction sclérotisée. L'autotomie affecte tout d'abord ce dispositif et s'étend ensuite sur toute la circonférence de la zone de cassure. La section des muscles reliant les deux languettes cuticulaires supprime le pouvoir d'autotomie. On peut en déduire que l'appareil constitué par ces languettes et leur musculature joue le rôle de déclencheur initial de l'amputation réflexe.

UNTERSUCHUNGEN DER BIOLOGISCHEN BEZIEHUNGEN ZWISCHEN ORTEN, SCHRITTEN UND MOMENTEN BEI JAGDSPINNEN*

FRIEDRICH BROCK und GÜNTER SCHMIDT
Institut für Umweltforschung der Universität Hamburg

Die räumlichen Faktoren des optischen Auflösungsvermögens (= Orte), die kleinsten Bewegungsgrößen biologischer Marken im Dadraußen (= Merkschritte eines Subjekts), die kleinsten Bewegungsreaktionen eines Tieres (= Wirkschritte) und die kleinsten Zeiteinheiten (= Momente), die aus Merk- und Wirkeinheiten bestimmt werden können, stehen in der Eigenwelt eines Tieres in festen subjektspezifischen Beziehungen zueinander. Innerhalb des biologischen Feldes der Beuteaneignung, des Ergreifens von Geschlechtspartnern oder der Feindentziehung können sie verschieden sein. Stets aber spiegeln sich biologische Belange eines Lebewesens in diesen Faktoren. So haben schnelle beutejagende Tiere im allgemeinen einen feinen Orteraster und kurze Momente im optischen Felde. v. Uexküll und Brock (1927) haben versucht, eine anschauliche Darstellung der subjektspezifischen Verrasterung des Sehraumes verschiedener Tierarten zu geben. Später wurden durch andere Autoren (Homann 1928, Baumgärtner 1928, Ehrenhard 1937 u. v. a. m.) exakte Schwinkelbestimmungen durchgeführt. Unabhängig davon wurden Analysen der subjektspezifischen Zeiteinheiten auf optischem und taktilen Gebiet (Brecher 1932, Lissmann 1932, Beniuc 1933, Autrum 1948 u. f. Jahre) gemacht.

v. Uexküll hatte schon 1920 im Anschluß an v. Baer (1864) darauf hingewiesen, daß zwischen Orten und Momenten Gesetzmäßigkeiten, besonders im Hinblick auf die Geschwindigkeiten bestehen, welche biologisch bedeutsame Marken (Beutetiere, Feinde, Geschlechtspartner) beim Durchschreiten des Sehfeldes einhalten müssen, wenn sie eine Reaktion verursachen sollen.

Wir haben in den Jahren 1949—1956 versucht, diese Ordnungsbeziehungen zu ermitteln und nach biologischen Gesichtspunkten auszuwerten. Über Material und Methodik soll an anderer Stelle berichtet werden.

Ort

Der auf ein Rhabdom der Retina fallende Teil der Außenwelt entspricht, in das Dadraußen projiziert, einem Ort. Seiner Ermittlung dienten Schwinkelbestimmungen am Präparat und am lebenden Tier. Bei den anatomischen Untersuchungen der Spinnenaugen wurde die Berechnung des dioptrischen Systems an Linse und Glaskörper vollzogen, welche in gefrorenem Zustand ektomiert wurden. Dadurch konnte auf den bisher üblichen Ersatz des Glaskörpers durch künstliche Medien verzichtet werden. Bekanntlich haben unter den Jagdspinnen die Salticidae die am höchsten differenzierten Photorezeptoren. Ihre Elementarsehwinkel betragen in der Area centralis der VMA ca. $5\frac{1}{2}$ — $12'$, die der Pisauridae, Heteropodidae und Lycosidae bestenfalls etwa 1 — $1,5^\circ$.

Das Verhalten der lebenden Tiere zeigt, daß Salticiden mit kleinem Schwinkel nur vor Weibchen ihrer Art, solche mit großem zunächst auch vor denen anderer Arten und Gattungen balzen. Bei einer kolumbianischen unidentaten Salticide fanden optische Reaktionen auf 1,5 m entfernte, hinter einer Glasscheibe laufende Calliphoren statt. Die weiteste Entfernung des Balzbeginns vor einem Weibchen lag in Übereinstimmung mit Peckham bei 38 cm. Verschiedene Salticidae reagieren auf ihre Spiegelbilder, die von *Marpissa muscosa* unterschiedlich beantwortet werden. Bestimmte Tiere bespringen das Spiegelbild, andere weichen davor unter Erheben des ersten Beinpaares zurück. Es handelt sich dabei um ein soziales Verhalten, über welches an anderer Stelle berichtet wird. Lycosiden können ruhende Männchen nicht von Weibchen unterscheiden. Bei ihnen und den Pisauriden bestehen die Netzhautbewegungen in asynchronisiertem Zittern, während im Gegensatz hierzu, wie Kaestner schon feststellte, die Salticiden meist koordinierte Bewegungen der VMA-Retinae zeigen.

* Mit Unterstützung der deutschen Forschungsgemeinschaft.

Die gute Übereinstimmung der anatomisch-histologischen Befunde am Jagdspinnenaugen mit den optischen Reaktionen deutet auf ein sehr feines Schema des Artgenossen und Geschlechtspartners insbesondere bei den Salticidae hin.

Moment

Von Baer bezeichnete die kürzeste Zeit, die wir brauchen, um uns eines Sinnesindrucks bewußt zu werden, als Moment. Dies entspricht physiologisch der Empfindungszeit. Der Momentbegriff wurde von v. Uexküll zum 2. Ordnungsfaktor der Eigenwelt eines Subjekts erhoben. „Innerhalb eines Moments steht die Welt still“ (von Uexküll); d. h.: alle Vorgänge, die kürzer als ein Moment sind, können nicht nach ihrer Länge von einander unterschieden werden. Der Moment beträgt beim Menschen $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{16}$ '' und ist u. a. von der Reizstärke abhängig. Je stärker der Reiz, desto kürzer der Moment. Die Momente sind auf den einzelnen Sinnesgebieten verschieden lang. Im folgenden werden nur optische Momente, die sich aus Merk- und Wirkmomenten addieren, behandelt. Da das Merken nach Brock in Stufen erfolgt, nimmt es nicht wunder, wenn die bei ein und demselben Tier ermittelten Momente unterschiedlich lang waren, je nachdem, welche Methode zur Anwendung kam. Im großen und ganzen ist eine schnellere Reaktion auf einfache Merkmale (z. B. Lichtreize) zu verzeichnen als auf komplexe (z. B. Partner).

Messungen bei verschiedenem Schlitzöffnungsverhältnis der stroboskopischen Scheiben im 2- und 4-Sektorenversuch unter Berücksichtigung der Reaktionen von Salticiden auf Beutetiere, Geschlechtspartner und gleichgeschlechtliche Artgenossen ergaben eine Verschmelzungsfrequenz von $\frac{1}{26}$ — $\frac{1}{35}$ '' . Die Methode, die seinerzeit namentlich von Brecher, Lissmann und Beniuc angewandt wurde, ist mit sehr vielen Fehlermöglichkeiten behaftet und daher bei Spinnen nur bedingt brauchbar.

Bei Untersuchungen mit dem Lichtblitzstroboskop zeigte sich eine Sensibilisierung der lichtstarken Salticidenaugen für jene Rotbereiche des Spektrums (mehr als 6400 Å), die von vielen Insekten, ihren Beutetieren, nicht mehr gesehen werden können. Die Verschmelzungsfrequenz, als deren Indikator geschlechtsspezifische Balzreaktionen benutzt wurden, ist abhängig von der Lichtimpulsfrequenz und dem Impuls-Intermittierungsverhältnis. Sie betrug bei Impulsen von 0,04'' Dauer 20 Hz, bei solchen von 0,014'' 45 Hz und bei 0,008'' 70 Hz/sec (Meßgenauigkeit: 5%).

Die kinematographische Ermittlung der Verschmelzungsgrenze bei Salticiden wurde unter Benutzung des Siemens-Schmalfilmprojektors und des Zeiss-Ikon-Moviskops durchgeführt. Bei Bildfrequenzen von 16/sec fanden Sprünge auf die Filmbilder statt, bei solchen von 26/sec wurden die Bewegungen der gefilmten Weibchen von den Männchen intensiv mit den Augen verfolgt. Erst bei der Darbietung von etwa 60 Bildern/sec waren spezifische Sexualhandlungen („Tänze“ unter Aneinanderreiben verschiedener Beine) zu beobachten.

Die Reaktionszeit, gemessen auf stroboskopischem Wege im Einsektorenversuch bei wechselnden Expositionszeiten unter Verwertung optischer Reaktionen der Salticiden auf Beutetiere, Geschlechtspartner und gleichgeschlechtliche Artgenossen betrug bei verschiedenen Arten $\frac{1}{32}$ — $\frac{1}{45}$ '' . Auf Beutetiere sind intensivere und schnellere Reaktionen als auf Artgenossen zu verzeichnen.

Reaktionszeitmessungen mit Hilfe eines Horizontalmovektors unter Verwertung von Beutereaktionen ergaben bei verschiedenen Jagdspinnen Werte von $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{36}$ '' . Bei Reaktionszeitbestimmungen mit Blitzgerät und Filmkamera (Schmidt 1955) lagen die Werte bei den verschiedensten Leistungstypen der Spinnen zwischen 0,01'' (Thomisidae) und 0,05'' (Amaurobiidae).

Hieraus ergibt sich, daß sowohl Verschmelzungsfrequenz als auch Reaktionszeit bei den Jagdspinnen etwa viermal höher liegen als beim Menschen. Die Jagdspinnen ernähren sich von so schnell beweglichen Beutetieren, wie Fliegen, deren Verschmelzungsfrequenz nach Autrum etwa 250 Reize/sec beträgt und deren Reaktionszeit ungefähr derjenigen der Spinnen entspricht. Ein Beutefang ist nur deshalb möglich, weil die Reaktionsgeschwindigkeit der verschiedensten Jagdspinnentypen diejenige der Fliegen um das 2—3fache, in einem Falle (*Olios argelasius*) sogar um das 6fache übertrifft. Die Fluchtdistanz (Hediger 1937) beträgt bei den Fliegen (Muscidae, Larvaevoridae) 1—3 cm. Bis auf diese Entfernung können sich Springspinnen unterhalb des Merkmoments der Fliegen ganz langsam heranschleichen, da sie auf diese Weise nicht als bewegte optische Marke in die Eigenwelt ihrer Beutetiere eingehen. Im Augenblick des Sprunges „merkt“ die Fliege offenbar etwas. Infolge der hohen Sprunggeschwindigkeit der Salticidae ist es ihr jedoch meist nicht mehr möglich, rechtzeitig davonzufliegen. Salticiden erbeuten Fliegen auch im Fluge, wobei sich letztere aber nicht mit höherer Geschwindigkeit als 1,8 m/sec in 5 cm Entfernung von der Spinne über deren Gesichtsfeld bewegen dürfen, wie Drehscheibenversuche zeigten. Die Zeit, während der sie sich im z. T. binokularen Gesichtsfeld der VSA und VMA von 60° befinden, beträgt dabei ungefähr $1/36''$. Das entspricht, wie es die theoretischen Voraussetzungen erfordern, einem Moment (v. Uexküll 1921, 1928). Diese Untersuchungsreihen wurden durch entsprechende Naturbeobachtungen veranlaßt und ergänzt.

Wir sind uns darüber im klaren, daß Reaktionszeitmessungen nur bedingt Aussagen über die Momente gestatten. Andererseits aber liefern sie uns Werte auch bei Arten, bei denen eine andere Methode mangels spezifischer Reaktionen der Tiere versagt. Die Beziehungen zwischen Reaktionszeiten und Verschmelzungsfrequenzen lassen erkennen, daß Tiere mit kurzer Reaktionszeit auch über kurze Momente verfügen.

Schritt

Als Merkrichtungsschritt kann die kleinste Bewegungsgröße einer biologisch bedeutsamen optischen Marke im Sehwinkel eines Subjekts bezeichnet werden, welche eine Reaktion hervorruft. Im Zusammenhang mit der Tatsache, daß bereits die Reizung eines Rhabdoms bei Jagdspinnen reaktionsauslösend wirkt (Homann 1928—1932), wurde bei *Pisaura mirabilis* ermittelt, daß es zum Beutesprung kommt, wenn sich das Bild einer *Calliphora* lediglich um eine Rhabdombreite verschiebt. Dies tritt dann ein, wenn sich die Fliege beispielsweise um etwa $1/2$ mm in 6 cm Entfernung unterhalb der Mittelaugen der Spinne rechtwinklig zu deren Sehebene bewegt. Geht eine solche gleichförmige Bewegung langsamer als mit einer Geschwindigkeit von 1 cm/sec vonstatten, so unterbleibt die Sprungreaktion. Voraussetzung ist dabei, daß sich die Fliege nicht zu stark von der Umgebung abhebt. Andernfalls wird sie unter Umständen auch besprungen, wenn sie sich überhaupt nicht bewegt. Fliegen, die sich in ruckartigen „Schritten“ bewegen, welche kleiner als angegeben sind, werden von *Pisaura* nicht „gemerkt“. Auch das Beutetier hat also eine reelle Chance zu entkommen.

Diese Untersuchungen geben die Möglichkeit, die räumliche Struktur, zeitliche Auflösung und den Bewegungsablauf subjektbezogener Bedeutungsträger zu erfassen und somit auch Attrappen zu konstruieren, deren Dingkonstanz innerhalb der experimentell ermittelten Werte gegeben ist. Damit wird das „Schema“ zu einem dynamischen Korrelat der subjektiv erfaßbaren Außenwelt. Nach von Uexküll wird eine bewegte optische Marke nicht als bewegt rezipiert, wenn sie länger als einen Moment innerhalb eines Ortes verweilt bzw. wenn sie alle Orte in einer Zeit passiert, die kürzer als ein Moment ist. Wie bereits Homann feststellte, sind die Sehfelder der Netzhaut in verschiedenen Bereichen unterschiedlich groß. Das heißt: es gibt verschieden große Orte. Desgleichen sind nach den Untersuchungen von Granit und unseren Beobachtungen

auch die Momente eines Sinnesgebietes verschieden. Immer aber wirken Orte und Momente in sinnvoller Weise zusammen, um biologisch Bedeutungsvolles sichtbar, Unbedeutendes aber unsichtbar zu machen.

L I T E R A T U R

AUTRUM, H., 1948. Über das zeitliche Auflösungsvermögen des Insektenauges, Nachrichten der Akad. d. Wissenschaften, Göttingen. — AUTRUM, H., 1949. Neue Versuche zum optischen Auflösungsvermögen fliegender Insekten, *Experientia* 5, 271. — AUTRUM, H., 1950. Die Belichtungspotentiale und das Sehen der Insekten, *Ztschr. vergl. Phys.* 32, 176. — AUTRUM, H., 1952. Über zeitliches Auflösungsvermögen und Primärvorgänge im Insektenauge, *Naturwissenschaften* 39, 290. — AUTRUM, H. u. GALLWITZ, A., 1951. Zur Analyse der Belichtungspotentiale des Insektenauges, *Ztschr. vergl. Phys.* 33, 407. — AUTRUM, H. u. STÖCKER, M., 1952. Über optische Verschmelzungsfrequenzen und stroboskopisches Sehen bei Insekten, *Zentralblatt* 71, 129. — BAUMGÄRTNER, H., 1928. Der Formensinn und die Sehschärfe der Bienen, *Ztschr. vergl. Phys.* 7, 56. — BENIUC, M., 1933. Bewegungssehen, Verschmelzung und Moment bei Kampffischen, *Ztschr. vergl. Phys.* 19, 724. — BRECHER, G., 1933. Die Entstehung und biologische Bedeutung der subjektiven Zeiteinheit, des Momentes, *Ztschr. vergl. Phys.* 18, 204. — CRANE, J., 1949. Comparative Biology of Salticid Spiders at Rancho Grande, Venezuela, Part IV. An Analysis of Display, *Zoologica* 34, 159. — EHRENHARDT, H., 1937. Formensehen und Sehschärfebestimmungen bei Eidechsen, *Ztschr. vergl. Phys.* 24, 248. — HEDIGER, H., 1937. Die Bedeutung der Flucht im Leben des Tieres und in der Beurteilung tierischen Verhaltens im Experiment, *Naturwissenschaften* 25, 185. — HEIL, K., 1936. Beiträge zur Physiologie und Psychologie der Springspinnen, *Ztschr. vergl. Phys.* 23, 1. — HOMANN, H., Beiträge zur Physiologie der Spinnenaugen, *Ztschr. vergl. Phys.* 7, 201, 1928; 14, 40, 1931; 20, 420, 1934. — LISSMANN, H.-W., 1933. Die Umwelt des Kampffisches (*Betta splendens* Regan), *Ztschr. vergl. Phys.* 18, 65. — SCHMIDT, G., 1955. Eine neue Methode zur Reaktionszeitmessung bei Spinnen unter Verwendung von Kurzzeitblitzgerät und Filmkamera, *Naturwiss. Rundschau*. — UEXKÜLL, J. v., 1920. Theoretische Biologie, 2. Aufl. 1928. — UEXKÜLL, J. v. u. BROCK, J., 1927. Atlas zur Bestimmung der Orte in den Sehräumen der Tiere, *Ztschr. vergl. Phys.* 5, 167.

D I S K U S S I O N

H. HOMANN: Das Beutegreifen nur auf Differenzen in den Momenten von Jäger und Beute zurückzuführen, ist eine Vereinfachung, die nicht statthaft ist. Es spielen bei diesem Vorgang sicher noch viele Punkte mit, die man zahlenmäßig nicht erfassen kann.

ÜBER DIE ABHÄNGIGKEIT DER OOGENESE VON STENOCRANUS MINUTUS FABR. (Hom. Auchenorrhyncha) VON DAUER UND ART DER TÄGLICHEN BELEUCHTUNG

H. J. MÜLLER

Institut für Pflanzenzüchtung Quedlinburg der Deutschen Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin

Vor 36 Jahren fand Marcovitch, daß die Auslösung der Sexualisformen der Aphidinen von bestimmten Tageslängen abhängig ist. Seit dieser Entdeckung sind — besonders in den beiden letzten Jahrzehnten — viele Fälle photoperiodischer Wirkungen auf die Ontogenese der Insekten und anderer Arthropoden festgestellt worden. Dabei wird zunehmend erkennbar, daß diese Effekte offenbar sehr verschiedener Art sind. Bestimmte Photoperioden können z. B. bei den Larven der Wanze *Ischnodemus sabuleti* (Tischler 1960) und mancher Delphaciden (Kisimoto 1958, 1959, Strübing 1960) die Entwicklungsgeschwindigkeit reversibel hemmen. Vielfach wird bei gleichbleibender Entwicklungsgeschwindigkeit die Zuwachsrates beeinflusst, wodurch

besonders an allometrisch wachsenden Organen, wie der Aedoeagusspitze von *Euscelis*, auffällige saisonale, anatomisch-morphologische Unterschiede (photoperiodisch bedingte Ökomorphosen) entstehen können (H. J. Müller, 1957a). Häufig werden aber durch bestimmte Tageslängen tiefer greifende Umstellungen des Gesamtstoffwechsels und -verhaltens, speziell Diapauseprozesse ausgelöst oder verhindert, wie bei vielen Schmetterlingen, Käfern, Heuschrecken, Spinnmilben usw., selten auch beendet.

Diese zweifellos verschiedenartigen photoperiodischen Effekte können auch an einer Art neben- und vor allem nacheinander auftreten. So läßt sich an der Delphacide *Stenocranus minutus* zeigen, daß in den einzelnen Entwicklungsabschnitten ganz verschiedene Ansprüche an die tägliche Licht-Dunkel-Relation gestellt werden.

Diese in der Krautschicht lichter Wälder und Gebüsche Europas und Nordafrikas häufige Spornzikade ist im Freien monovoltin. Ihre Larven entwickeln sich im Laufe des Mittsommers und ergeben ab August und Anfang September Imagines, die nach der Überwinterung im Fallaub erst im April und Mai kopulieren und Eier ablegen. Die Eier werden jeweils zu mehreren in das Gewebe der Blattscheiden des Knäulgrases, *Dactylis glomerata*, versenkt. Ablegende Weibchen erzeugen auf den verbreiterten lateralen Gonapophysen einen weißen Wachsstaub, mit dem sie die Blattoberfläche über den einzelnen Gelegen dick einpudern (H. J. Müller 1942).

Auch bei anhaltend warmer Spätsommer- und Herbstwitterung wurden im Freien niemals Kopulationen und Eiablagen festgestellt, obwohl die Tiere selbst an milden Wintertagen lebhaft beweglich bleiben und zwischen den *Dactylis*-Bülten erbeutet werden können. Die Männchen weisen zwar schon im Herbst reife Spermien auf, die Ovariolen der Weibchen sind aber selbst zu Beginn der Frühjahrserwärmung noch weitgehend embryonal und enthalten nur winzige Ovocyten. Im Herbst (1952) in ein Gewächshaus mit natürlichem Tageslicht und 20°C gebrachte Wildfänge begannen erst Anfang März, also nicht viel früher als im Freien, mit Eiablagen. Die Entwicklungsruhe der weiblichen Gonaden kann demnach nicht auf dem Fehlen der zur Eireifung erforderlichen höheren Temperatur beruhen. Sie stellt also keinen Fall thermisch bedingter Quieszenz, sondern offenbar eine Ovarial- oder Präovipositionsdiapause dar.

Dies wird noch deutlicher, wenn man — wie früher von uns gezeigt wurde (H. J. Müller 1957b) — die Weibchen im Spätherbst oder Winter nicht nur unter 20°C, sondern zugleich unter Tageslängen von mehr als 16 Std. Licht pro Tag bringt. Dann beginnen sie nämlich nach durchschnittlich 5—6—7 Wochen mit der Eiablage. Dieser Befund könnte in dem Sinne interpretiert werden, daß hier keine thermisch, sondern eine photoperiodisch bedingte Quieszenz vorliege, indem die Weiterentwicklung der Gonaden im Herbst zwar nicht durch die unterschwelligen Temperaturen, sondern durch die zu kurzen oder abnehmenden Tageslängen gehemmt werde, bei Langtag aber alsbald in Gang komme.

Diese Vorstellung wird jedoch durch zwei Versuchsserien widerlegt:

1. Werden schon ab Mitte August in Abständen von einem Monat Freilandtiere unter 18/6 und 20° gebracht und ihre Fähigkeit zur Eiablage geprüft, so ergibt sich, daß August-Fänge — also ganz junge Weibchen — überhaupt nicht, September-Fänge nur zu etwa 30% und erst spätere Fänge zu 100% in der Lage sind, unter Langtag und Wärme nach einigen Wochen reife Eier zu produzieren (Tabelle 1).

2. Auch Labortiere, die als Larven — etwa natürlichen Verhältnissen entsprechend — bei 20° und Langtag (18/6) aufgezogen wurden und als Imagines weiter unter diesen Bedingungen gehalten werden, vermögen keine Eier zur Reife zu bringen. Sie sterben wie die Spätsommer-Wildfänge steril meist nach 3—6monatiger Lebensdauer; nur selten werden nach Monaten einige kümmerliche Gelege produziert.

Die Befunde zeigen übereinstimmend, daß die Entwicklungshemmung der Ovarien von *Stenocranus minutus* offenbar als Diapause anzusehen ist; denn die Eireife tritt nicht

Tabelle 1

Stenocranus minutus Fabr. Prozentsatz der ablegenden Wildfang-Weibchen und Beginn ihrer Eiproduktion nach dem Einbringen in Langtag (18/6) und 20°C (Serie a) bzw. nach vorheriger Kurztag- (8/16-) Behandlung (Serie b).

Fangdatum	Serie a			Serie b			
	sofort unter 18/6			zunächst 4 Wochen 8/16, dann 18/6			
	erste Ablage		Prozent- satz* legender ♀♀	8/16 bis	erste Ablage		Prozent- satz* legender ♀♀
	am	nach ..Tagen			am	nach ..Tagen	
14. Aug. 1958	—	—	0	15. Sept.	21. Okt.	36	100
15. Sept. 1957	15. Okt.	30	36	15. Okt.	15. Nov.	31	100
16. Sept. 1958	14. Okt.	28	33	15. Okt.	20. Nov.	36	100
16. Okt. 1957	22. Nov.	37	100	15. Nov.	16. Dez.	31	100
18. Okt. 1958	26. Nov.	39	20	18. Nov.	30. Dez.	42	100
15. Nov. 1957	18. Dez.	33	100	15. Dez.	14. Jan.	30	100
22. Jan. 1959	6. Feb.	15	100				
27. Feb. 1959	11. März	12	100				
24. April 1958	28. April	4	100				

* Bezogen auf die lange genug lebenden Tiere.

ein, wenn für die Entwicklung bis dahin optimale Bedingungen, wie genügend hohe Temperatur und lange tägliche Lichtperioden, geboten werden.

Den Ökophysiologen interessieren bei der Aufklärung von Diapausen zunächst drei Fragen:

- 1. Welche Faktoren induzieren die Entstehung und den Eintritt der Diapause,
- 2. welche Faktoren können ihre Induktion verhindern und
- 3. welche Bedingungen sind für die Aufhebung (Beendigung, termination) der eingetretenen Diapause am geeignetsten (optimale Diapausebedingungen).

Wenden wir uns zunächst der letzten Frage zu, da die eben vorgetragenen Befunde bereits einen Hinweis zu ihrer Beantwortung enthalten; denn unter den im August und September herrschenden klimatischen Bedingungen müssen ja die Faktoren enthalten sein, welche die Aufhebung der eingetretenen Diapause bewirken können.

In den weitaus meisten Fällen sind bekanntlich zum Ablauf, d. h. zur Beendigung der Diapauseprozesse Temperaturen erforderlich, die mehr oder weniger weit unter den für die übrige Entwicklung optimalen Bereichen liegen. Die in Mitteleuropa im Spätsommer herrschenden Klimaverhältnisse machen für *Stenocranus minutus* einen solchen Mechanismus von vornherein wenig wahrscheinlich. Wurden junge Weibchen für 4—6 Wochen weiter bei 18/6, aber bei Temperaturen zwischen +6 und +10° gehalten, so vermochten sie später bei 20° nur sehr wenige (10—20%), nach 2½ bis 4 Monaten einzelne Gelege zu produzieren, die sich nicht entwickelten. Sie verhielten sich also kaum anders, als wenn sie nicht gekühlt worden wären.

Dagegen erweist sich die Tageslänge, die sich im August und September von 16 auf 14 Std. verkürzt, als jener Umwelteinfluß, der für den Ablauf der Ovarialdiapause von *Stenocranus* erforderlich ist. Setzt man die Wildfang-Weibchen dieser Zeit zunächst einer vierwöchigen Periode von nur 8 Std. Licht täglich aus, so beginnen sie anschließend (wieder) im 18/6 bereits nach 5—6 Wochen alle (100%) reife Eier zu produzieren (Tabelle 1), genauso wie ihre später im Herbst eingebrachten Geschwister, die im

Freien dem natürlichen Kurztag unterlagen. Dasselbe läßt sich bei 20° auch an Laborieren nachweisen, die nach Larvalaufzucht bei 18/6 als junge Imagines für vier Wochen 8/16 erhielten. Sie beginnen dann im Mittel nach 40 Tagen mit regelmäßigen Eiablagen.

Das ist m. W. der erste Fall, bei dem Diapauseprozesse, die zur Aufhebung der eingetretenen Entwicklungshemmung notwendig sind, optimal nur in einem bestimmten Bereich von Photoperioden (<16 Std. Licht pro Tag) ablaufen können. Im Freien scheinen diese Prozesse spätestens Ende Oktober abgeschlossen zu sein.

Die Postdiapauseentwicklung schreitet dann infolge der normalerweise niederen Temperaturen zunächst nur langsam voran, aber mit zunehmender Dauer verkürzt sich die Zeit immer mehr, die nach der Einbringung in 20° und Langtag bis zur Eiablage erforderlich ist (s. Tabelle 1), bei der Frühjahrserwärmung dann natürlich in zunehmendem Tempo. Im Laboratorium läßt sich diese Zeit durch hohe Temperaturen wesentlich verkürzen, so daß bei 20° im Jahr 2 bis 2½ Generationen entstehen können, wenn die Diapause stets durch einen vierwöchigen Aufenthalt der jungen Imagines in 8/16 überwunden wird (s. Tabelle 2).

Tabelle 2

Die zeitliche Abfolge von *Stenocranus minutus*-Generationen, die als Larven unter Langtag (links) oder unter Kurztag (rechts) aufgezogen wurden, an Hand der jeweils ersten Gelege- und Imaginalerscheinungsdaten.

Langtagstamm			Kurztagstamm		
L 18/6 I 4 Wochen 8/16 danach 18/6			L 8/16 I 18/6		
Zucht-Nr.	erste Eiablage	Imagines ab	Zucht-Nr.	erste Eiablage	Imagines ab
St 1/1W	Ende Nov. 1955	12. Feb. 1956			
StL 1/2	10. Juni 1956	18. Aug. 1956	StK 1/2	10. Juni 1956	18. Aug. 1956
StL 1/3	18. Okt. 1956	26. Dez. 1956	StK 1/3	5. Okt. 1956	22. Nov. 1956
StL 1/4	16. März 1957	1. Juni 1957	StK 1/4	28. Jan. 1957	12. April 1957
StL 1/5	10. Aug. 1957	—	StK 1/5	13. Mai 1957	9. Juli 1957
			StK 1/6	13. Aug. 1957	8. Okt. 1957
			StK 1/7	15. Nov. 1957	21. Jan. 1958
			StK 1/8	3. April 1958	3. Juni 1958
StL 4/1	10. Mai 1958	20. Aug. 1958	StK 1/9	25. Juli 1958	30. Sept. 1958
StL 4/2	5. Nov. 1958	28. Jan. 1959	StK 1/10	26. Nov. 1958	11. März 1959
StL 4/3	21. April 1959	15. Aug. 1959	StK 1/11	21. April 1959	30. Juni 1959
StL 4/4	13. Okt. 1959	26. Jan. 1960	StK 1/12	19. Aug. 1959	29. Okt. 1959
StL 4/5	13. April 1960	20. Juli 1960	StK 1/13	9. Dez. 1959	23. Feb. 1960
			StK 1/14	6. April 1960	29. Juni 1960

Angeregt durch die Erfahrungen von Bonnemaison und Missonnier an *Psylla pyri* (1955) wurde versucht, die zur Diapause-Aufhebung notwendige Kurztagperiode in die Larvalzeit zu verlegen. Dabei ergaben sich für *Stenocranus* zwei neue Wirkungen der Photoperiodizität: erstens eine Hemmung der Wachstumsrate und zweitens eine Verhinderung der Diapauseinduktion durch Tageslängen von weniger als 16 Std. Licht pro Tag (H. J. Müller 1957, 1958).

Werden die Larven nicht wie im Freien bei Langtag, sondern bei Kurztag, z. B. bei 8/16 aufgezogen, so steht die mittlere Gesamtlänge der aus ihnen hervorgehenden Imagines in annähernd linearer Abhängigkeit von der Dauer der Kurztageinwirkung, d. h. je länger die Kurztagzeit auf die Larven einwirkt, um so kleiner sind die Imagines.

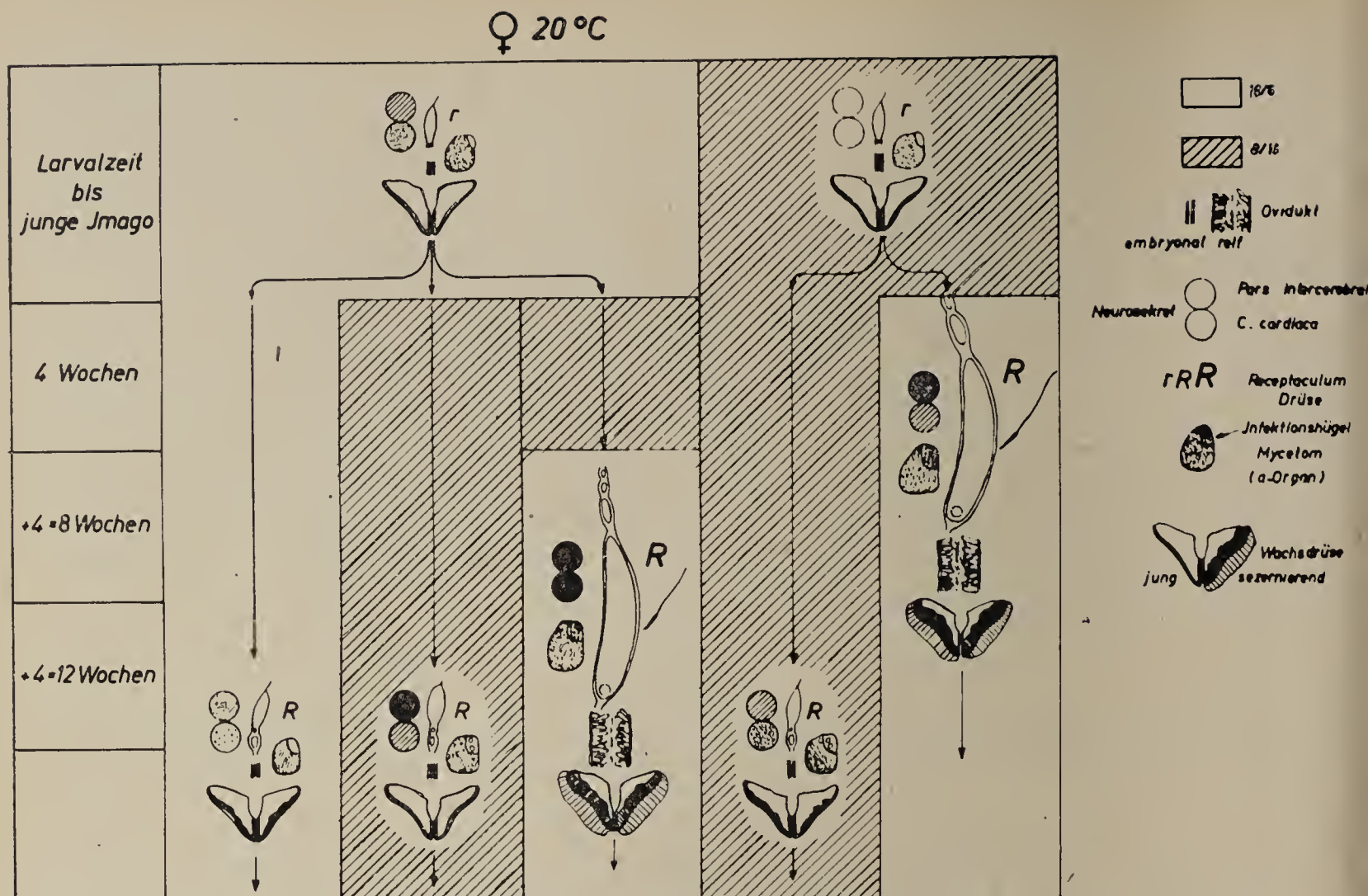


Abb. 1. Die Entwicklung der Gonade (nur eine Ovariole dargestellt), einiger ihrer Anhangsorgane, des a-Mycetoms, der Wachsdrüsen (in den lateralen Gonapophysen) sowie des fuchsinophilen Sekrets in der Pars intercerebralis und den Corpora cardiaca (punktiert = wenig, schraffiert = stark, schwarz = sehr stark) unter Kurztag (8/16) und Langtag (18/6) bei Weibchen von *Stenocranus minutus*. Stark schematisiert.

Da *Stenocranus minutus* einen ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus der Körpergröße aufweist, ergeben sich zwei parallele Regressionslinien. Bei gleichbleibender Entwicklungsgeschwindigkeit wird aber das Wachstum nicht nur von der Einwirkungs-dauer (quasi Intensität) bestimmter Photoperioden beeinflusst, sondern auch von ihrer Qualität, d. h. dem Licht-Dunkel-Verhältnis im Rahmen des 24-Std.-Tages. Im Bereich von 6/18 bis 14/10 entstehen kleine, bei Tageslängen über 18/6 große Imagines, Zwischenformen in einem engen Bereich zwischen 15 und 17 Std. Licht. Daß die Gesamtkurven sigmoidal verlaufen, d. h. nach Dauerdunkel (0/24) wieder ansteigen und nach Dauerlicht (24/0) absinken, ist eine häufig beobachtete und noch kaum geklärte Eigentümlichkeit vieler photoperiodischer Wirkungskurven (Bünning 1960), auf die hier nicht näher eingegangen werden kann.

Prüft man diese während verschiedener diurnaler Licht-Dunkel-Verhältnisse herangewachsenen Weibchen auf ihre Fähigkeit, im Langtag (18/6) mit der Eiablage zu beginnen, so ergibt sich eine Antwort auf die beiden ersten der oben gestellten Fragen über Induktion bzw. Verhinderung der Ovarialdiapause.

Alle Weibchen, die als Larven wie im Freien, d. h. unter Tageslängen von > 17 Std. Licht aufwuchsen, zeigen die oben geschilderte Ovarialdiapause, d. h. sie können erst ablegen, wenn diese durch mehrwöchige Einwirkung kürzerer Tageslängen aufgehoben wurde. Umgekehrt vermögen Weibchen, die sich als Larven bei Photoperioden von < 15 Std. Licht pro Tag entwickelten, im Langtag schon nach wenigen Wochen ohne weiteres reife Eier zu produzieren. In dem schmalen Übergangsgebiet der sog. kritischen Photoperioden zwischen 15 und 17 Std. Licht entstehen entsprechend größere oder geringere Prozentsätze diapausierender bzw. nichtdiapausierender Weibchen.

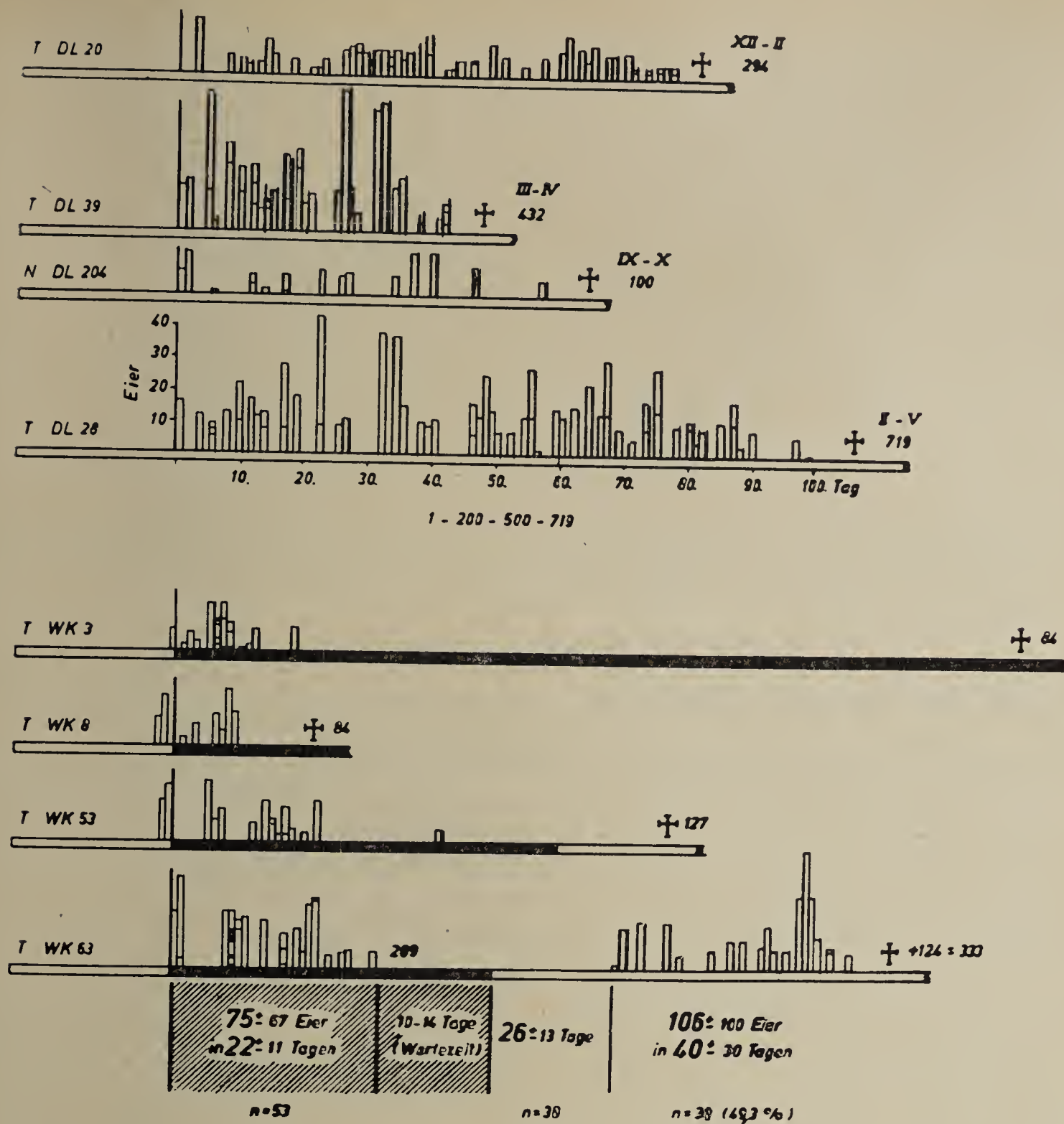


Abb. 2. Typische Beispiele für den Verlauf der Eiproduktion (Anzahl und Größe der Gelege) von *Stenocranus minutus*-Weibchen; im Langtag 18/6 (DL) oben, im Kurztag 8/16 (WK) Mitte und bei Wechsel beider Photoperioden unten. Die arabischen Ziffern am Ende der Diagramme geben die Gesamteizahl, die römischen die Ablage-Monate an. Die Tabelle am unteren Rande bezieht sich auf eine größere Versuchsserie, für die WK 63 und WK 53 nur Beispiele sind.

Mit anderen Worten: Photoperioden oberhalb der kritischen Tageslänge von 16 Std. pro Tag, d. h. also Langtag im Sinne der Autökologie, induzieren während der Larvalentwicklung eine Ovarialdiapause der Weibchen, Kurztage verhindern sie. Im Gegensatz zu der reziproken Proportionalität zwischen Photoperiode (Kurztagsdauer) und Wachstumsrate besteht aber in bezug auf die Diapauseauslösung kein linearer Zusammenhang. Nach bisherigen Erfahrungen genügt zur Diapauseverhinderung die Einwirkung einer 3—4wöchigen Kurztagsperiode beliebiger Qualität und zu jedem beliebigen Zeitpunkt der Larvalentwicklung (mit Ausnahme des offenbar nicht sensiblen L_1). Der Erfolg wird durch längere Kurztageinwirkung nicht gesteigert.

Unter Verwertung dieser Befunde ließ sich ab 1953 unter immer wiederholter Verhinderung der Diapause eine diapausefreie Stammzucht aufbauen, die pro Jahr bei 20°C regelmäßig 3 Generationen liefert (Tabelle 2). Die Larven werden bei 8/16 gehalten; die resultierenden Imagines sind zwar klein („*minutior*“-Form), beginnen im

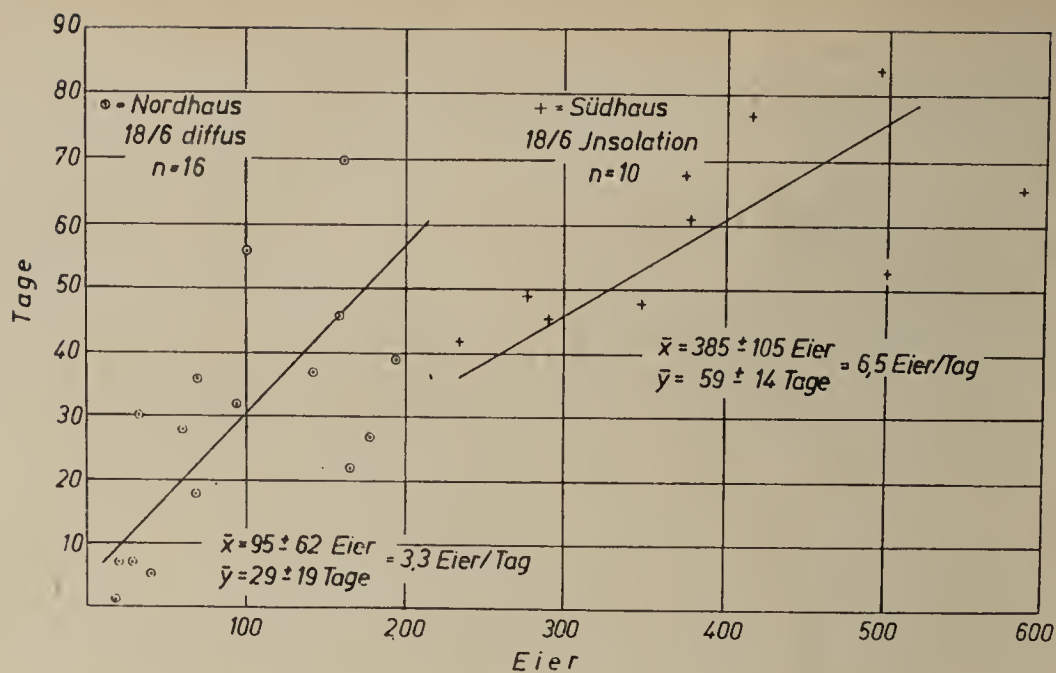


Abb. 3. Unterschiede in der Gesamtlegezeit und im Umfang der Gesamteiproduktion von *Stenocranus minutus*-Weibchen im Gewächshaus (etwa 20°C) bei Langtag (18/6): $\odot$ = im diffusen Tageslicht mit schwacher Zusatzbeleuchtung (200 W) und $+$ = bei Insolation und starkem Zusatzlicht (4000 W).

Langtag (18/6) aber schon nach 3—5 Wochen mit Eiablagen. Ihre Vitalität und Fruchtbarkeit ist nicht schlechter als die des oben erwähnten Langtagstammes.

Eine histologisch-anatomische Untersuchung der Gonaden, ihrer Anhangsdrüsen und anderer in Beziehung zur Fortpflanzung stehender Organe durch zahlreiche Lebendpräparationen und Schnittserien bestätigte und vertiefte das aus den Zuchtserien gewonnene Bild. Die wichtigsten Ergebnisse sind in der Abb. 1 schematisch und sehr komprimiert dargestellt¹. Alle dazu durchgeführten Materialzuchten liefen ebenfalls bei annähernd 20°C, als Kurztag wurde 8/16, als Langtag 18/6 benutzt.

Am Ende der Larvalentwicklung und bei jungen Imagines sind die Ovariolen noch völlig embryonal und die ersten Ovocyten noch winzig. Unterschiede zwischen Langtag- und Kurztagaufzucht sind nicht erkennbar. Behalten die Tiere weiterhin die gleiche Photoperiode, so setzt zwar schon in den folgenden Wochen die telotrophe Ernährung der ersten Ovocyten ein, aber selbst nach 3—4 Monaten ist noch keine Follikelernährung und Dotterbildung eingetreten, und selbst die ältesten Ovocyten erreichen höchstens ein Drittel der Länge der Nährkammer. Dasselbe Bild ergibt sich, wenn die bei Langtag aufgezogenen Larven als Imagines unter Kurztag gebracht werden. Auch die anderen untersuchten Organe, die paarigen Ovidukte, die Receptaculumdrüse und die Wachdrüsen in den lateralen Gonapophysen entwickeln sich nur wenig weiter und bleiben schließlich auf einem jugendlichen Stadium mit sehr geringer oder fehlender Sekretproduktion stehen. Niemals sind Spermien im Receptaculum nachweisbar; die Weibchen wurden auch niemals kopulierend beobachtet. In dem symbiontischen Bakterien enthaltenden α -Mycetom entwickelt sich das Zellnest, in dem sich die Heranbildung der zur Eiinfektion notwendigen Infektionssymbionten vollzieht (Buchner 1925, H. J. Müller 1940), der sog. Infektionshügel, zwar weiter, bleibt aber steril. Wenn einzelne Symbionten in ihn aufgenommen werden, so hypertrophieren und degenerieren sie schließlich.

Ein ganz anderes Bild ergibt sich, wenn die bei Kurztag herangewachsenen Imagines nach der letzten Häutung unter Langtag gebracht werden. Dann setzt schon nach den nächsten 3—4 Wochen die Follikelernährung, Dotterbildung und Eireifung ein und die ersten Eiablagen beginnen. Synchron dazu schwellen Receptaculumdrüse, Ovidukte,

¹ Eine eingehende Darstellung erfolgt später und an anderer Stelle.

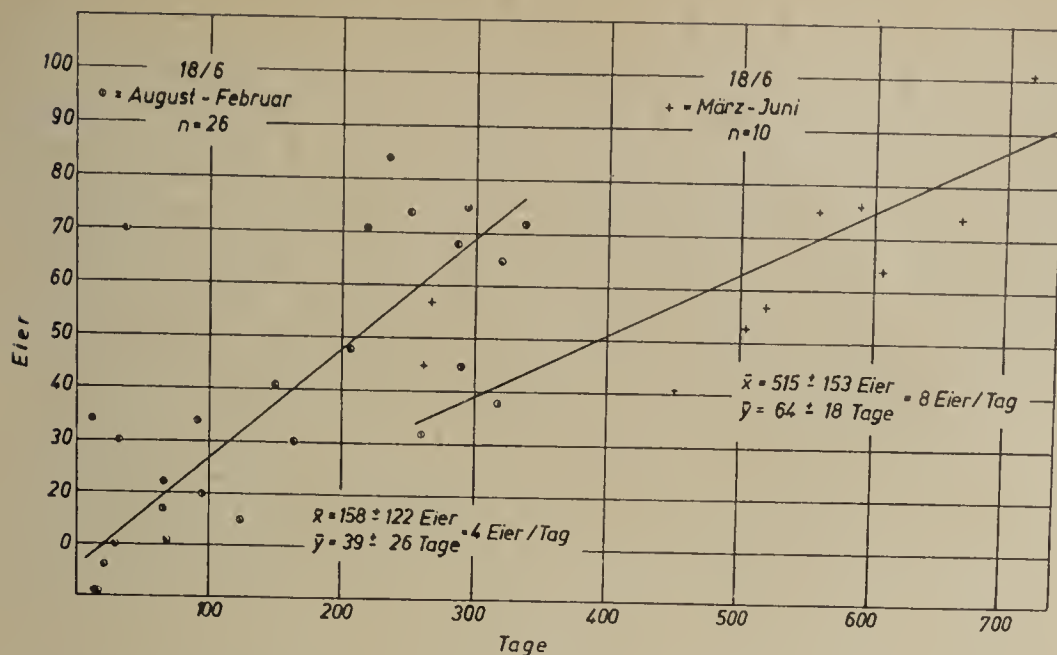


Abb. 4. Unterschiedliche Gesamtlegezeit und -eiproduktion von *Stenocranus minutus*-Weibchen im Gewächshaus (etwa 20°C) bei Langtag (18/6) zu verschiedenen Jahreszeiten (unter gleich starker Zusatzbeleuchtung).

Bursa und die Wachsdriisen mächtig an und beginnen stürmisch zu sezernieren (Bursasekret, Gleitsekret bzw. Wachs). Die Infektionshügel der a-Organen produzieren zahlreiche Infektionsformen, die von der Haemolymph zu den reifenden Eiern transportiert werden und diese über bestimmte Follikelzellen am hinteren Eipol noch vor der Chorionbildung infizieren. Alle geprüften Weibchen enthielten Spermien.

Ganz ähnlich verhalten sich die Weibchen, die als Larven Langtag erhalten haben, vorausgesetzt, daß sie für einige (4) Wochen (s. o.) unter Kurztag gebracht werden. Die Reifung ihrer Gonaden und deren Anhangsdriisen vollzieht sich dann in gleicher Weise; unter unseren Bedingungen zwar etwas langsamer als bei den Kurztagtieren, offenbar weil die Kurztagperiode noch etwas länger sein müßte.

Die Ovarialdiapause tritt also in der telotrophen Phase der Eientwicklung ein. Die follikuläre Ernährung (Dotterspeicherung) der Eier ist ein Postdiapauseprozeß, der nur beginnen kann, nachdem die Diapausevorgänge während der telotrophen Phase abgelaufen sind. Diese vollziehen sich offensichtlich nur im Kurztag. Erhalten die embryonalen Gonaden schon während der Larvalzeit Kurztag, so bedürfen sie später in der Imaginalzeit keiner erneuten Kurztagperiode. Man kann also entweder sagen: die weiblichen Gonaden von *Stenocranus minutus* machen keine Diapausephase durch, d. h. ihre Diapause wird verhindert, wenn ihr Kurztagbedürfnis schon sehr frühzeitig befriedigt wird. Oder man kann aber mit gleicher Berechtigung sagen: die Diapauseprozesse können statt im Imaginalstadium schon während der Larvalentwicklung ablaufen, wenn einige Zeit Kurztag geboten wird. Die Gesamtentwicklung des Tieres befindet sich zwar dabei in sehr verschiedenen Phasen, einmal im Larval- und einmal im Imaginalstadium, die Gonaden selbst aber weisen in beiden Fällen den gleichen, noch weitgehend embryonalen Zustand auf, und insofern besteht kein wesentlicher Unterschied.

Im Hinblick auf die Bedeutung, welche der Neurosekretion und den inkretorischen Drüsen in der Insektenentwicklung zukommt, wurde ihre Entwicklung in der gleichen Versuchsserie ebenfalls histologisch verfolgt. Bei der vorläufigen Auswertung lassen aber weder die Größe des Corpus allatum noch die in Abb. 1 angedeutete Menge des fuchsinophilen Sekrets in den Zellen der Pars intercerebralis und in den Corpora cardiaca eine eindeutige Beziehung zur Umweltabhängigkeit der Oogenese erkennen. Ihre quantitativen Veränderungen sind bekanntlich histologisch schwer abzuschätzen und erfordern noch mehr Material und andere Untersuchungsmethoden.

In allen unseren, meist bei 20°C durchgeführten Versuchen konnte die *Postdiapauseentwicklung*, d. h. Eireifung und Eiablage nur im Langtag von >16 Std. Licht pro Tag ablaufen. Auch diejenigen Weibchen, die als Adulte für Wochen und Monate unter Kurztag gehalten wurden, begannen im Langtag (18/6) nach 4—6 Wochen Gelege abzusetzen, selbst nach sechsmonatiger Ruhe im 20°-Kurztag. Kurztag, zur Beendigung der Diapause notwendig, hemmt also — zumindest bei hoher Temperatur — die Postdiapauseentwicklung offenbar in ganz ähnlicher Weise wie die zur Beendigung vieler Puppendiapausen von Lepidopteren erforderliche niedere Temperatur deren Postdiapause, etwa das Schlüpfen, hemmt.

Um diesen hemmenden Einfluß der Photoperiode auf die Postdiapauseprozesse etwas genauer zu fassen, wurden Weibchen, die nach Beendigung der Diapause im Langtag eben mit der Eiablage begonnen hatten, wieder unter 8/16 gebracht (Abb. 2). Zunächst legen sie noch weiter, ihre Eiproduktion nimmt aber alsbald ab und erlischt dann vollständig, und schließlich sterben sie nach oft langer, weiterhin steriler Lebensdauer (Beispiel T WK 3). In einer Serie von 83 Tieren lebten 53 so lange, daß die Einstellung der Ablegetätigkeit mit Sicherheit beurteilt werden kann. Diese 53 Weibchen produzierten im Mittel noch 22 ± 11 Tage lang und im Durchschnitt 75 ± 67 Eier, während die Kontrollen im Langtag zwischen 200 und 500, maximal über 700 hervorbrachten.

Ersetzt man nach dem Erlöschen der Eiproduktion und (vorsichtshalber) nach einer Wartezeit von 10—14 Tagen den Kurztag wieder durch Langtag (18/6), so beginnen die lange genug überlebenden Weibchen wieder mit der Eiproduktion (— während viele andere [50%] bei einer so unnatürlichen Behandlung vorher absterben —). Die erneute Legetätigkeit setzt (bei 20°) im Mittel erst nach etwa 4 Wochen ein ($\bar{x} = 26 \pm 13$ Tage), also nach einem Zeitraum, welcher der 3—6wöchigen Postdiapausezeit bei der primären Eiablage annähernd entspricht und offenbar zur Eireifung notwendig ist (— histologische Untersuchungen sind im Gange —). In dieser künstlichen zweiten Legeperiode wurden im Mittel noch etwas mehr als hundert Eier abgelegt, so daß insgesamt dann ähnliche Zahlen erreicht werden wie von den normalen Kontrolltieren im Dauerlangtag. Demnach kann also (— wenn auch nur unter künstlichen Bedingungen —) auch der Postdiapauseprozeß der Eireifung photoperiodisch beeinflusst werden.

Es gibt vorerst nur wenige Anhaltspunkte für die Frage nach dem Mechanismus der photoperiodischen Wirkungen. Geispitz, de Wilde und neuerdings Bünning haben in exakten Versuchen die Wirkung der verschiedenen Spektralbereiche für die Diapause-Auslösung untersucht. Für *Stenocranus* ergab die Analyse der auffällig großen Streuung in den Gesamteizahlen unserer Dauerlangtag-Zuchten einen ersten Ansatz.

Im diffusen Licht eines Nordgewächshauses und unter Zusatzbeleuchtung durch eine 200 W-Glühlampe legten im Herbst und Winter 16 Weibchen bei 18/6 und 20° nur relativ kurze Zeit (29 ± 19 Tage) und wenige ($\bar{x} = 95 \pm 62$) Eier ab; in einem der Insolation mehr oder weniger voll ausgesetzten Südgewächshaus mit zwei 2000 W-Glühbirnen Zusatzbeleuchtung legten 10 Weibchen zur gleichen Zeit bei ebenfalls 18/6 dagegen doppelt solange (59 ± 14 Tage) und die vierfache Menge (385 ± 105) (Abb. 3). Die verschiedene Tendenz der berechneten Regressionslinien weist deutlich auf einen quantitativen Effekt der Lichtwirkung hin.

Das bestätigt sich bei dem Vergleich von Gelegezahlen, die in einem dritten Gewächshaus bei gleichbleibender Zusatzbeleuchtung (18/6) zu verschiedenen Jahreszeiten erzielt wurden (Abb. 4). Im Frühling und Frühsommer produzierten die Weibchen bei dreifacher Gesamteizahl und stark verlängerter Legedauer im Mittel 8 Eier pro Tag, vom Spätsommer bis Spätwinter ablegende bei kürzerer Gesamtlegezeit und verringerter Gesamteizahl nur 4 pro Tag.

	Zuchttiere 20°			Frühjahrs - Wildfänge		
	L 18/6	L 8/16	L 18/6 J 8/16 4 Wochen 18/6 bis Ablage	18/6 bis Ablage	8/16	
 8/16 ² ~600-700 lx ~20°	O ₍₁₀₀₎ V ₂ - 2	¹⁰ O ₍₁₀₀₎ 1 - 6	⁶ 73 ₍₁₀₀₎ noch 25 Tage 1/2 - 5	⁹ 49 ₍₁₀₀₎ 18 Tage früh gestorben 5 - 38 Tage	¹⁹ 96 ₍₄₁₎ 44 Tage 1 - 3	ⁿ Eizahl Legedauer Tod nach Monaten
 8/16 ⁴ ~600-900 lx 35-40°	O ₍₁₀₀₎ 2 - 4	⁸ O ₍₁₀₀₎ 1 1/2 - 5	¹¹ 53 ₍₁₀₀₎ noch 13 Tage V ₂ - 3	⁵ 216 ₍₈₀₎ 62 Tage V ₂ - 3	—	ⁿ Eizahl Legedauer Tod nach Monaten
 8/16 ¹ ~4000-5000 lx 30-34°	O ₍₁₀₀₎ 3	—	¹⁵ 36 ₍₁₀₀₎ noch 15 Tage 2 - 6	¹¹ 294 ₍₇₅₎ 55 Tage 1 - 3	¹² 384 ₍₇₃₎ 65 Tage 2 - 4	ⁿ Eizahl Legedauer Tod nach Monaten

Abb. 5. Der Einfluß verschiedener Beleuchtungsstärke und -qualität auf die Eiproduktion von *Stenocranus minutus*-Weibchen im 8/16-Kurztag (vorläufige Befunde, Einzelheiten im Text).

Diese offensichtlich auf den angegebenen Unterschieden der Qualität und Energiemenge des zugestrahlten Tageslichtes beruhenden Effekte legten es nahe zu versuchen, ob sich während der Lichtzeit von Kurztagen ablegefähigen Postdiapausetieren nicht soviel Strahlungsenergie zuführen ließe, daß sie trotz Kurztags reife Eier hervorzu- bringen vermöchten. In einem ersten tastenden, sehr groben und unvollständigen Vorversuch erhielten die Versuchstiere (— wie immer bei 20° herangezogen —) bei achtstündiger Beleuchtung pro Tag im ersten Falle nur diffuses Licht (des Nordge- wächshauses), im zweiten dazu die Infrarotstrahlung eines Dunkelstrahlers oder im dritten zum diffusen Licht starkes Glühlampenlicht, wobei sehr unterschiedliche Be- leuchtungsstärken und Temperaturen erzeugt wurden (Abb. 5). Unter keiner dieser drei Kurztagbeleuchtungen konnten aber als Larven bei 18/6 aufgezogene Weibchen ihre Diapause vollenden und mit der Eiproduktion beginnen. Sie starben steril nach einigen Wochen oder Monaten. Ebenso wenig vermochten unter Kurztag aufgezogene Weibchen im diffusen Licht mit und ohne Dunkelstrahler reife Eier zu produzieren, und auch sie starben nach einigen Wochen oder Monaten. Weibchen, die nach einem vierwöchigen Aufenthalt in 8/16 bei 18/6 ihre Postdiapauseentwicklung vollendet und mit Eiablagen begonnen hatten, stellten wie in den oben geschilderten Versuchen in allen drei Fällen die Legetätigkeit mit einem Bruchteil ihrer normalen Eikapazität nach 2—3 Wochen ein und starben schließlich innerhalb der nächsten Wochen und Monate.

Es bleibt abzuwarten, ob es mit anderen Strahlungsquellen und -intensitäten doch gelingt, wenigstens Postdiapausetiere zur Ablage zu bringen.

Ein völlig anderes Bild boten zufällig verfügbare, fast legereife Frühjahrswildfänge, die ihre Postdiapauseentwicklung also unter natürlichen Bedingungen durchgemacht hatten. Ganz gleich, ob sie erst bei 18/6 zum Ablegen gebracht oder vorher sofort in den 8/16-Kurztag des Versuches überführt wurden, sie legten zumindest bei starker Zusatzbeleuchtung zu hohem Prozentsatz (s. Abb. 5) weiter ab bzw. begannen normale ungehemmte Eiproduktion. Die relativ wenigen Zahlen gestatten zwar keine

endgültige Aussage, zeigen aber, daß die Eiproduktion bei diffusem Kurztaglicht noch mehr oder weniger gehemmt, bei Zusatzstrahlung aber fast bis zu normaler Höhe gefördert war, ganz ähnlich den vorhin von Langtagzuchten geschilderten Verhältnissen. Diese überraschenden Befunde decken sich gut mit der oben erwähnten Beobachtung, daß sich bei Wildfängen im Laufe der Wintermonate der vom Einbringen in Langtag und Wärme bis zum Legebeginn erforderliche Zeitraum von der Jahreswende an immer mehr verkürzt.

Die Gründe für dieses unterschiedliche Verhalten der Zuchttiere und der Frühjahrs-Wildfänge können vielleicht darin gesucht werden, daß die Postdiapause bei letzteren zunächst unter viel niedrigeren Temperaturen, also viel langsamer und noch lange bei winterlichem Kurztag verläuft. Es müssen dabei Prozesse ablaufen, die es bewirken, daß die Eireifung dann auch unter kurzen Tageslängen einsetzen und anhalten kann; Prozesse, die sich bei 20° und Langtag im Labor offenbar nur unvollständig entwickeln. Es erscheint denkbar, daß während einer gedehnten und gebremsten Postdiapause-entwicklung mehr Reserven angehäuft werden können als in kurzer Zeit bei hohen Temperaturen im Labor. Weitere Experimente müssen zeigen, ob eine längere Kurztagperiode und Kühllhaltung auch Labortiere befähigt, im energiereichen Kurztag reife Eier zu bilden. (Es wäre dann wenigstens für die photoperiodische Beeinflussung der Postdiapause wahrscheinlich gemacht, daß photoperiodische Effekte auf Unterschieden in der täglich zugeführten Strahlungsenergie beruhen können.)

Ganz gleich, wohin die weitere Analyse der photoperiodischen Wirkungen führen mag, ihre Vielfalt und Verschiedenartigkeit scheint selten so eindringlich wie bei *Stenocranus*, wo sie die Zuwachsrates während der Larvalentwicklung, Verhinderung, Auslösung und Beendigung einer Ovarialdiapause und selbst die Postdiapauseprozesse beherrschen oder beeinflussen können.

S U M M A R Y

The dependence of the oogenesis of *Stenocranus minutus* Fabr. (Homoptera Auchenorrhyncha) on duration and nature of the daily light regime.

This lecture offers a survey of some different photoperiodical effects exercised on oogenesis, egg production and size of the monovoltine Delphacid *Stenocranus minutus*. In late summer the ovaries of young females enter a diapause at an early telotrophic state, which is terminated after some weeks by short days (of <16 hours light per day) rather than by chilling (diapause terminating effect of photoperiod). In experiments at 20°C as in nature the diapause is induced by long days of more than 16 hours light per day and can be prevented by shorter photoperiods during larval time (diapause inducing or preventing effect of photoperiod). But then the size of the resulting adults is reduced the more the longer the short day period lasted (growing rate influencing effect of photoperiod). If in the laboratory the diapause is terminated by short days at 20° after four weeks, the postdiapause processes of yolk production and egg laying are only possible in long days and can be reversibly suppressed by short days (photoperiodical effect on egg ripening). Spring females after hibernating produce under a short day regime too. This and the rate of egg production during long days seems to be influenced by different intensities of illumination. The anatomical and histological changes of the female reproductive organs occurring under different photoperiodical effects are demonstrated.

L I T E R A T U R V E R Z E I C H N I S

BONNEMAISON, L. et MISSONNIER, J., 1955. Recherches sur le déterminisme des formes estivales ou hivernales et de la diapause chez le psylle du poirier (*Psylla pyri* L.). Ann. Epiphyt. Nr. 4, 457—528. — BUCHNER, P., 1925. Studien an intrazellulären Symbionten V. Die symbiontischen Einrichtungen der Zikaden. Z. Morph. u. Ökol. Tiere 4, 88—245. — BÜNNING,

E. und JOERRENS, G., 1960. Tagesperiodische antagonistische Schwankungen der Blauviolett- und Gelbrot-Empfindlichkeit als Grundlage der photoperiodischen Diapause-Induktion bei *Pieris brassicae*. Z. Naturforschg. 15b, 205—213. — GEISPITZ, K. F., 1957. On the mechanism of light stimuli perception during photoperiodic reaction in caterpillars of Lepidoptera. Zool. J. (Moskau) 36, 548—560. — KISIMOTO, R., 1958. Studies on the diapause in the planthoppers. I. Effect of photoperiod on the induction and the completion of diapause in the fourth larval stage of the small brown planthopper, *Delphacodes striatella* Fallen. Jap. J. Appl. Ent. Zool. 2, 128—134. — KISIMOTO, R., 1959. Studies on the diapause in the planthoppers and leafhoppers (Homoptera). II. Arrest of development in the fourth and fifth larval stage induced by short photoperiod in the green rice leafhopper, *Nephotettix bipunctatus cincticeps* Uhler. Jap. J. Appl. Ent. Zool. 3, 49—55. — MARCOVICH, S., 1924. The migration of the Aphididae and the appearance of sexual forms as affected by the relative length of daily light exposure. J. agric. Res. 27, 513—522. — MÜLLER, H. J., 1940. Die Symbiose der Fulgoroiden (Homoptera-Cicadina). Zoologica, Heft 98, 220 S. — MÜLLER, H. J., 1942. Über Bau und Funktion des Legeapparates der Zikaden (Homoptera Cicadina). Z. Morph. u. Ökol. Tiere 38, 534—629. — MÜLLER, H. J., 1957a. Die Wirkung exogener Faktoren auf die zyklische Formenbildung der Insekten, insbesondere der Gattung *Euscelis* (Hom. Auchenorrhyncha). Zool. Jb., Abt. Syst., Ökol., Geogr. Tiere 85, 317—430. — MÜLLER, H. J., 1957b. Über die Diapause von *Stenocranus minutus* Fabr. (Homoptera: Auchenorrhyncha). Beitr. Ent. 7, 203—226. — MÜLLER, H. J., 1958. Über den Einfluß der Photoperiode auf Diapause und Körpergröße der Delphacide *Stenocranus minutus* Fabr. (Homoptera Auchenorrhyncha). Zool. Anz. 160, 294—312. — STRÜBING, H., 1960. Eiablage und photoperiodisch bedingte Generationenfolge von *Chloriona smaragdula* Stal und *Euidella speciosa* Boh. (Homoptera-Auchenorrhyncha). Zool. Beitr. 5, 301—332. — TISCHLER, W., 1960. Studien zur Bionomie und Ökologie der Schmalwanze *Ischnodemus sabuleti* Fall. (Hem., Lygacidae). Z. wiss. Zool. 163, 168—209. — DE WILDE, J. and BONGA, H., 1958. Observations on threshold intensity and sensitivity to different wave lengths of photoperiodic responses in the colorado beetle (*Leptinotarsa decemlineata* Say). Ent. exp. & appl. 1, 301—307.

DISKUSSION

DE WILDE: Es scheint mir, daß Sie vielleicht zu unterscheiden haben zwischen spezifischem photoperiodischem Effekt (morphogenetische Einflüsse, Fortpflanzung) und quantitativem Effekt des Lichtes.

Könnte man nicht die negative Korrelation zwischen Körpergröße und Kurztag-Dauer darauf zurückführen, daß nur am Licht Futter eingenommen wird?

Sind die Experimente mit Extrabelichtung nicht auf Erhöhung der Körpertemperatur durch Strahlung zurückzuführen? (oder erhöhte Aktivität im starken Lichte?)

THE MICROCLIMATIC ZONES NEAR LEAVES AND TWIGS AND THE POSTURAL BEHAVIOUR OF A GEOMETRID LARVA

F. L. WATERHOUSE

University of St. Andrews, Queen's college, Dundee, Scotland

INTRODUCTION AND FIELD OBSERVATIONS

Buxton's studies of desert insects (1924) prompted an examination of the posturing behaviour of the moth larva (Fig. 1 A) *Abraxas grossulariata* L. (Lepidoptera).

Assuming the adjustment of larval heat balance to be the reason for caterpillars steadily moving so as to remain on the shaded side of a stick during periods of strong insolation, it became necessary to explain why on the same occasion some larvae apparently courted exposure to the sun. Therefore larvae were threaded on to thermo-junctions and held in appropriate positions in the field amongst fruit bushes. Numerous

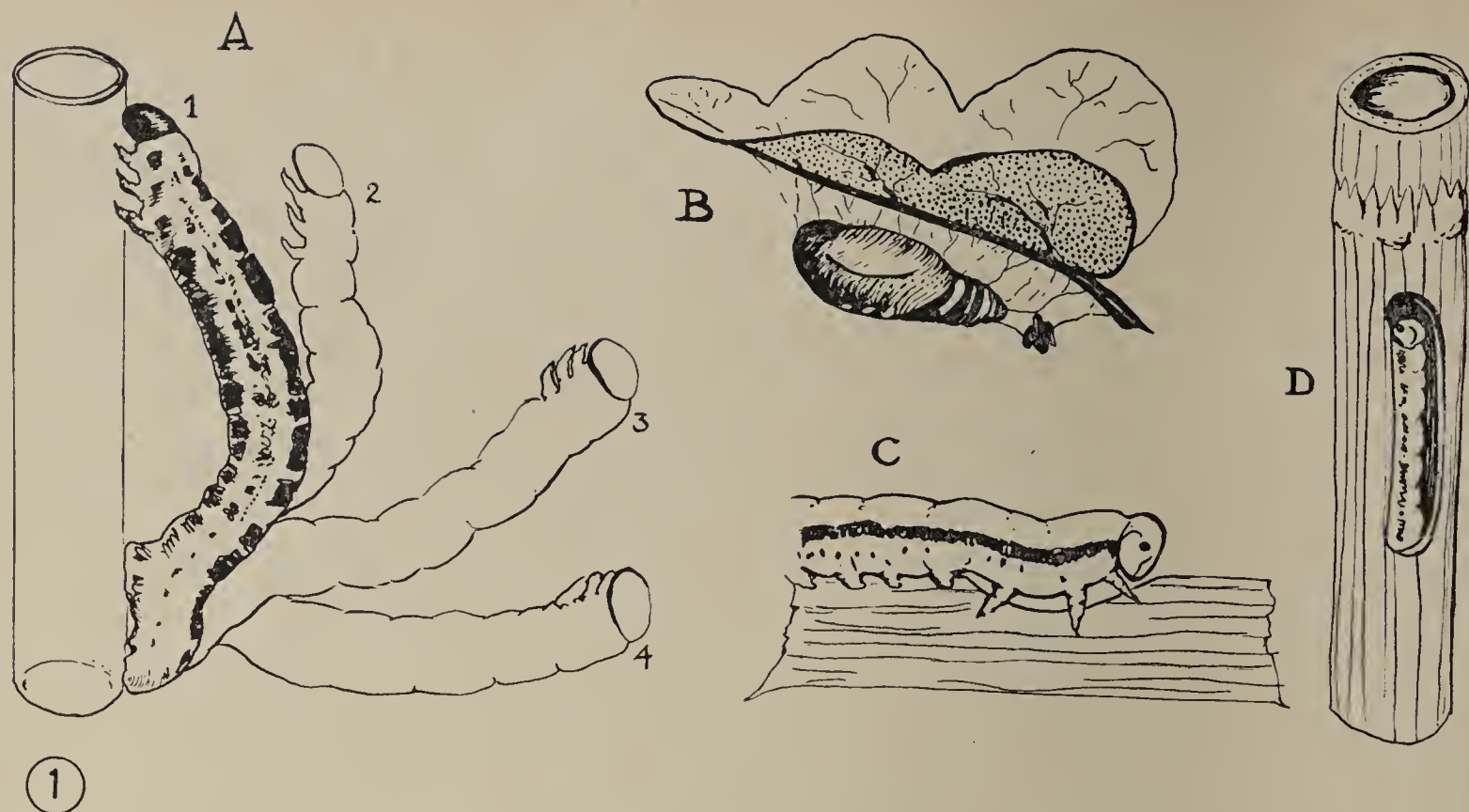


Fig. 1. A. Geometrid caterpillar on nyloncovered glass "twig" in successive postures adopted as a source of radiant heat approaches from the left. B. Suspension of chrysalis by silk permits convective cooling. C. Leaf-edge feeding sawfly larva is exposed to both sun and wind. D. Internode mining larva is shielded from the wind.

observations on analysis yielded the information that in air around 21°C to 24°C and 45—55 R. H. the body temperature of a caterpillar could be as much as 8°C — 10°C above air temperature but that the higher temperatures only resulted when convective cooling was prevented by shielding effects of adjacent leaves or twigs. More precise observations were attempted in the laboratory.

LABORATORY OBSERVATIONS

Body temperature in differing microclimates

The apparatus used is illustrated in Fig. 2. It consisted mainly of an artificially ventilated perspex box containing instruments for measuring climatic factors and insect body temperatures. The radiation intensity of the sun was not measured absolutely but black and white junctions in vacuo and a semicircular reflector enabled its steadiness to be ascertained. Experiments were discarded or discontinued where variation of this factor became evident either due to cloud effects or sun movement. Each of six factors was marked at two minute intervals. The relative positions of larvae, leaves and twigs were adjustable.

A larva was exposed with its longitudinal axis at right angles to both incident radiation and "wind". Its body temperature is graphed in Fig. 3. Larvae are seen to be cooled considerably by air moving at 75 cm/sec; a speed usually exceeded in the field except in rather dense cover (Stocker 1923, Waterhouse 1955).

Next a larva was exposed in the box when insolation and wind were constant but larval position in relation to twig was varied as shown in Fig. 4 with the noted variation in body temperature. Fig. 1A positions 2 and 3 studied in conjunction with this result suggests that a larva by varying its position without shifting its location can alter its body temperature. However adjacent leaves may also produce, shelter, shade or contact and cause body temperature changes. In Fig. 5 the graph shows that a leaf by shading a larva may reduce its body temperature near that of the air but if at the same time the leaf

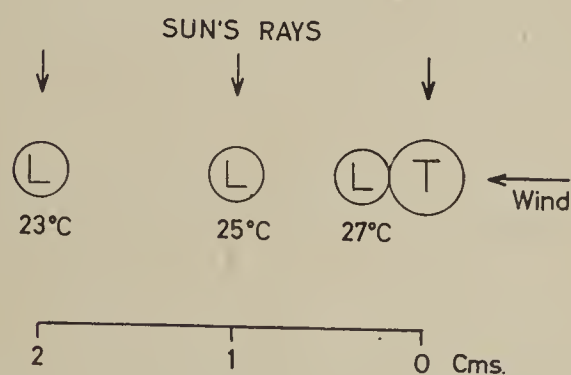
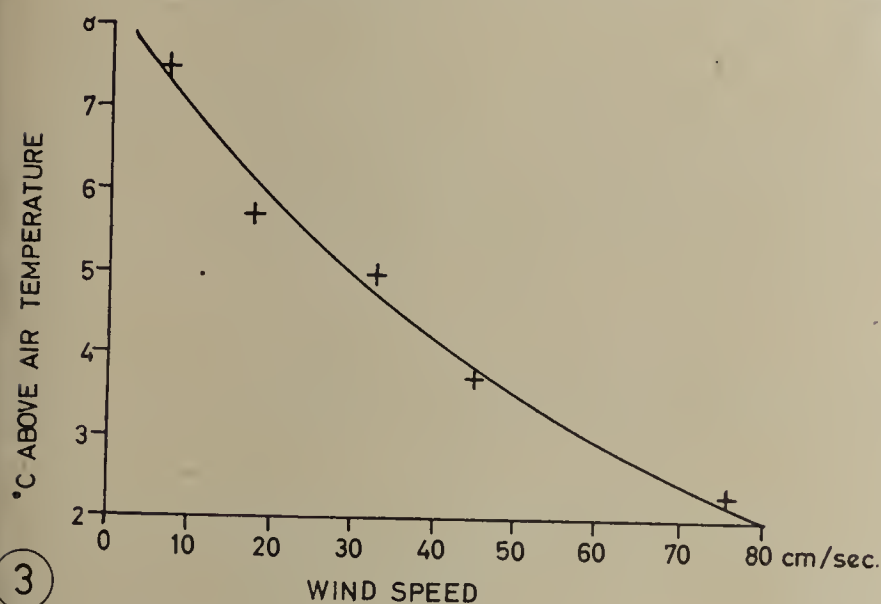
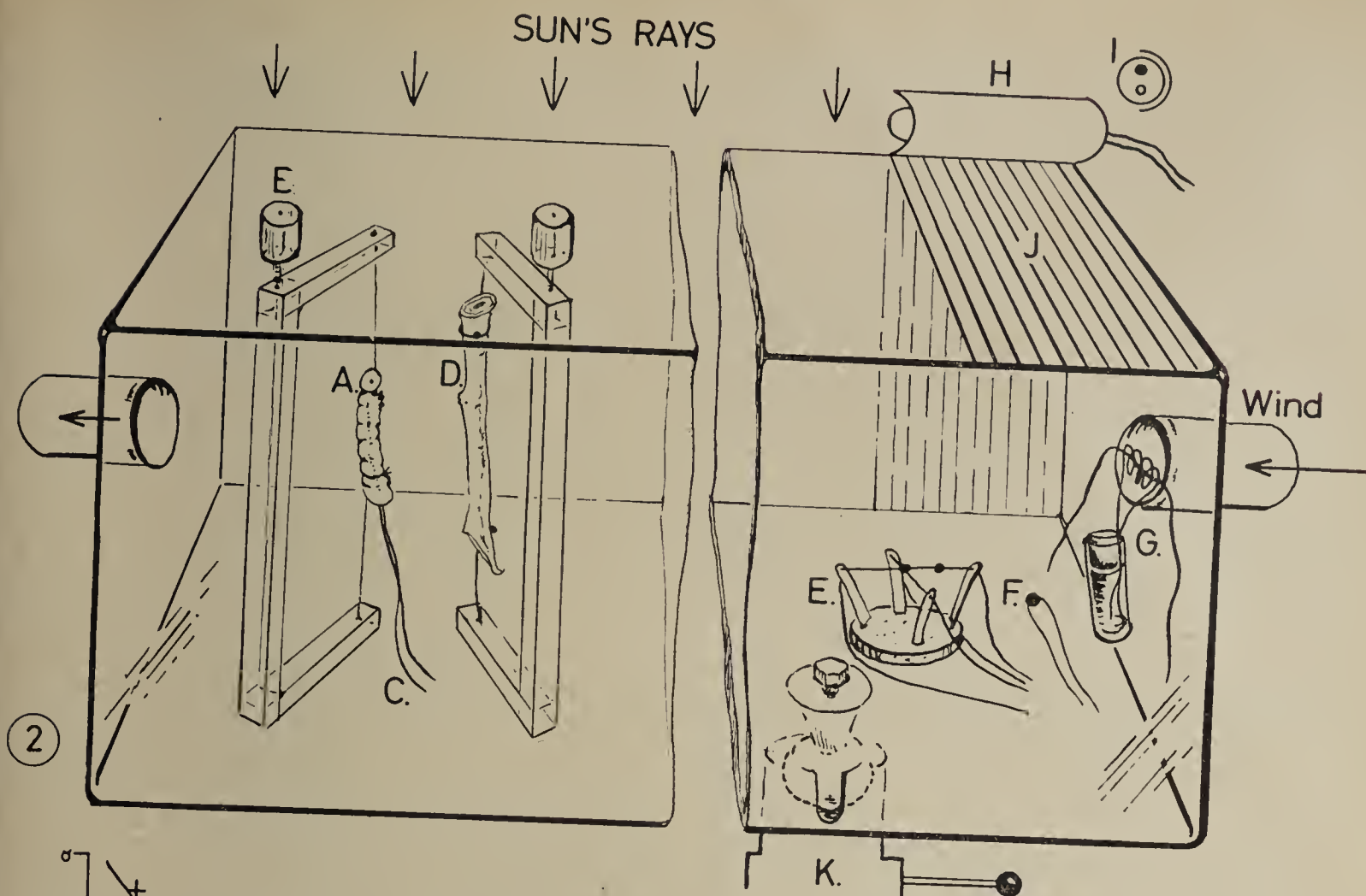


Fig. 2. Perspex box apparatus. A. Larva. B. Suspension framework. C. Thermojunction inserted in rectum. D. Suspended twig. E. Hotwire anemometer. F. Air temperature junction. G. "wet-bulb" junction. H. Radiant heat indicator. I. Section of H showing black and white junctions in vacuo. J. Screened portion of box. K. Universal head.

Fig. 3. Graph of internal body temperature of larva of *A. grossulariata* under conditions of constant insolation and varying wind speeds. Air 21°C to 22°C at 65 R. H.

Fig. 4. Plan of perspex box experiment. T, twig, Larva vertically suspended at successive distances from wind shielding twig. Internal body temperature in degrees centigrade.

prevents convective cooling there will be a nett gain in heat. Clearly variation in heat balance is dependent on only small larval movements in the microclimatic patchwork during insolation.

Larval Temperature Preference and Posturing Behaviour

It was verified that *grossulariata* larvae exposed to ambient temperatures around 20°C—30°C in the absence of insolation have body temperatures within 1°C of that of the air over a very considerable range of humidity. Then by observing larvae in an air temperature gradient, an upper preferendum limit in the vicinity of 27°C to 29°C was established.

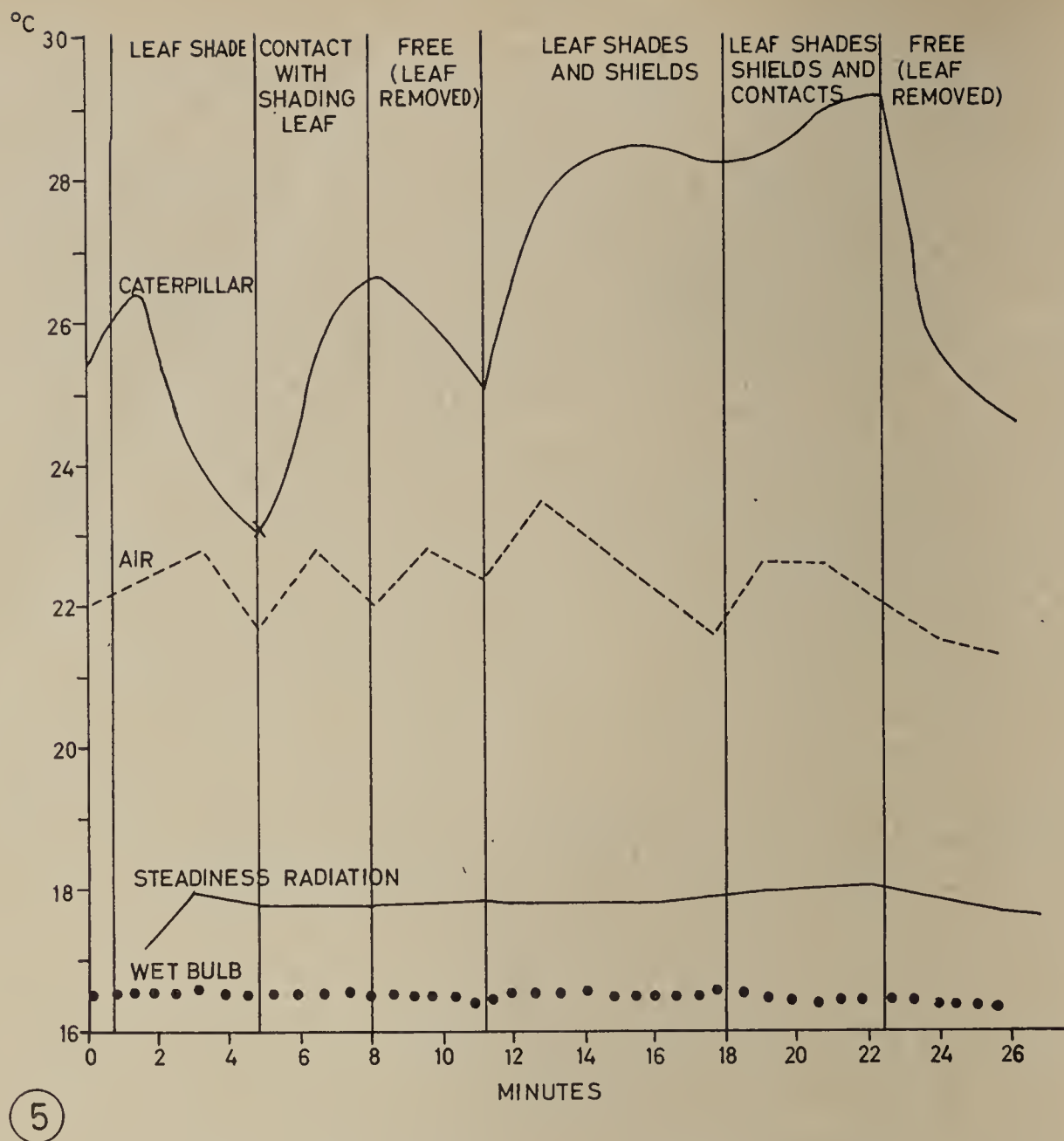


Fig. 5. Graph of perspex box experiment where currant leaf was suspended in the framework to give various combinations of, sun-shade, wind-shielding, and heat conduction by contact; to a caterpillar in an adjacent framework.

Larvae enclosed in constant temperature chambers exhibit considerable movement at an air temperature of 27°C and move almost incessantly as the temperature is increased except for motionless periods when the body is held up in such postures as are portrayed in Fig. 1 A positions 1, 2 and 3. These postures occur occasionally at lower temperatures of course but are a most striking feature of behaviour at the upper limits of the preferred range. Below 27°C larvae are slightly photonegative but above this temperature show indifference to light and shade. However if a radiant heat source is provided eg electric fire, a larva on a vertical twig moves its body away from the source in a posture such as shown in Fig. 1 A positions 1, 2 and 3. This is so even if the larva is thereby exposed to greater illumination. The extreme position A 4 has been seen only in the laboratory when the "twig" was made of translucent material. Note also in positions 3 and 4 the special arrangement of thoracic limbs and head as described by Cott (1940) in connection with other Geometridae showing a cryptic resemblance to twigs. With the brightly coloured grossulariata the posturing may occur in relation to heat balance either when ambient temperatures rise above 27°C or 28°C or when radiant heating confers a body temperature of this order.

DISCUSSION AND CONCLUSIONS

Posturing behaviour of grossulariata larvae noted in the field can be shown to offer the possibility of a reduction in body temperature. When suitable environmental conditions are brought about in the laboratory the posturing behaviour appears as an accom-

paniment of certain body temperatures. It is therefore considered that one function of the posturing in these brightly coloured (warning colouration, Cott 1940) larvae is adjustment of heat balance to achieve an optimum body temperature. In other Geometridae where colour combines with posture to promote protective resemblance to twigs (Cott 1940) the alternative functional role of heat balance advantage is not excluded. Theoretically such an alternative role could have been the preadaptive significance of what proved subsequently of value as camouflage behaviour. It is suggested then, that posture could in the case of the cryptic larvae have been pre-selected in connection with heat balance advantages.

Considering other larvae than Geometridae it becomes apparent that a larva feeding in the middle of a flat leaf surface where the edges may curl up and act as a wind shield will experience higher body temperatures in sunshine than a leaf edge feeder Fig. 1 C which is equally exposed to wind and sunshine. So also will the internode miner Fig. 1 D whereas the suspension by silk of metamorphosing stages Fig. 1 B will promote convective cooling.

Finally it would seem desirable that insect habitat descriptions should include some note of areas where natural wind breaks reduce wind speeds and offer thereby high body temperature possibilities.

REFERENCES

- BUXTON, P., 1924. Heat Moisture and Animal Life in Deserts. Proc. Roy. Soc. B. Vol. 96, p. 123. — COTT, H. B., 1940. Adaptive Colouration in Animals Methuen London. — STOCKER, O., 1923. Klimamessung auf kleinstem Raum an Wiesen,- Wald- und Heidenpflanzen. Ber. D. Bot. G. 41, p. 145. — WATERHOUSE, F. L., 1955. Microclimatological profiles in grass cover in relation to biological problems. Quart. Journ. Roy. Met. Soc. Vol. 81, p. 63.

DISCUSSION

D. J. KUENEN: It is conduction or increase of evaporation that causes the drop in temperature through exposure to wind?

WATERHOUSE: The drop in temperature is almost entirely due to forced convective cooling by a wind which will be cooler than the caterpillar. Due to this cooling the nett loss of body fluid may be decreased in spite of air movement.

H. C. CHIANG: Geometrid larvae were shown to bend away from the twig when temperature was high. According to the author, the body temperature of the larva decreased due to evaporation resulting from wind action. It is of interest that the larva did the same thing (bending its body) also under laboratory conditions when no wind was present.

WATERHOUSE: Posturing occurred at various temperatures, particularly high ones and could involve forced convective cooling (rather than cooling due loss of body fluids), or avoidance of direct radiation. It also occurred when non directional heating and the absence of wind made it impossible for larvae to orientate to achieve cooling.

K. MELLANBY: These interesting observations were made on the outside of bushes. Cooler temperatures are often found in the middle of bushes; do the caterpillars move inside the bushes?

WATERHOUSE: Larvae do not appear to move farther than needful and since a cooler microclimate may be only a few centimetres away one does not usually see a concerted movement to the middle of the bush. Although caterpillars are found more centrally placed, the peripheral areas probably offer better feeding.

WATER RELATIONS IN TENEBRIONID BEETLES

GIORGIO MARCUZZI

Institute of Zoology, University of Padova, directed by Prof. Umberto D'Ancona

The water content (% of body weight) in Tenebrionid beetles varies between 51.0 (*Blaps gibba*) and 75.0 (*Blaps lethifera*). In the larva of the mealworm, *Tenebrio molitor*, the water content when expressed as % of body weight gradually decreases with age, but there is a linear relationship between weight of water and weight of animal, as already pointed out by Teissier (see also Marcuzzi and Mistrello, Fig. 2a and b). The water content of the mealworm is closely dependent on that of the diet and on external humidity; it is furthermore associated with the lipid content (fatty acids, cholesterol and phosphatids). More precisely, the water content seems to be inversely correlated to lipid content (Fig. 1), what has been already noticed in other Insects (Phlebotomus, Weber; potato beetle, Fink; larval waxmoth, Niemierko and Cepelewicz; adult mealworm, Leclercq; silkworm, Comenge and Ojeda). There is apparently a relation—whose nature deserves further investigations—between water content and the lipocytic index (Fig. 2).

In the pupa and the adult there is a loss of weight at all relative humidities less than 100%, as in all the other species of Tenebrionids, but in the larva of the mealworm there is a loss at low humidities, and a gain at high (cf. Marcuzzi and Mistrello, Fig. 7). This gain must be due to some vital process, since there is no particularly high hygroscopic power in the cuticle or in the chitin of this animal, nor in the entire dead animal, as compared with other Tenebrionids or other Insects. The assumption of water is maybe due to some process similar to that described by Lees for the ticks.

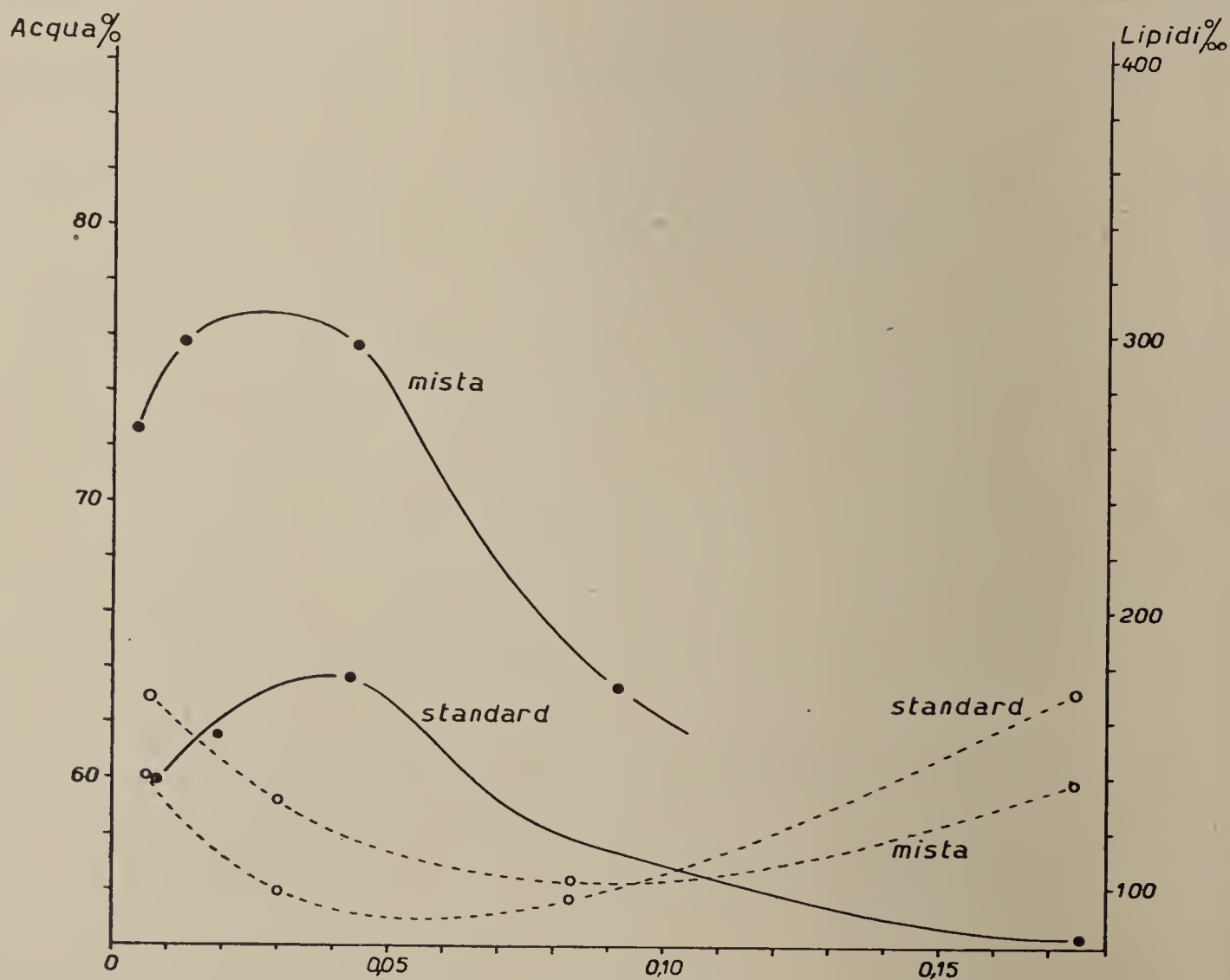


Fig. 1.

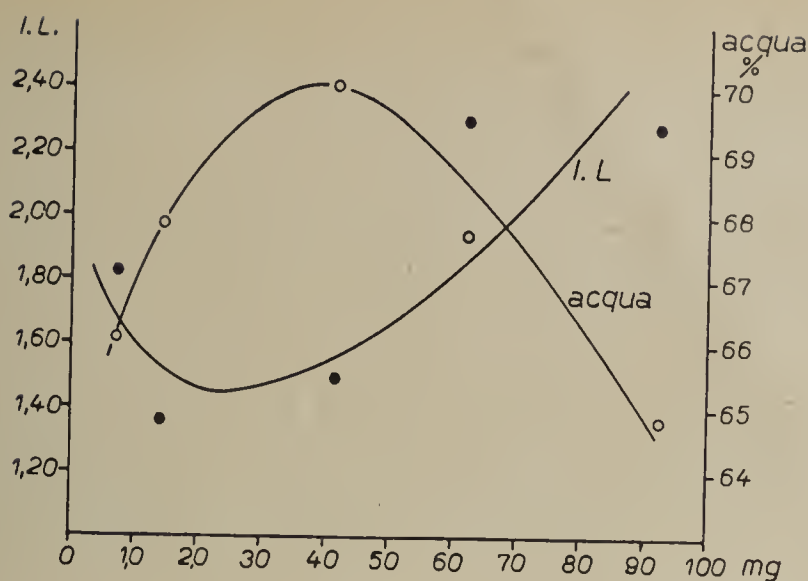


Fig. 2.

The loss of water at low humidity varies very much in the different species of Tenebrionids.

The formation and utilization of oxidative or metabolic water is shown by some experiments with fasting and normally fed larvae. The increase of water as % of body weight, associated with an absolute decrease of body weight, demonstrates that at low humidities in the normally fed larva a part of the food is utilized to produce water instead of solids.

The sites of loss of water are both spiracles and cuticle. The comparative examination of species of different size shows that transpiration is inversely proportional to the surface or weight of animals, what points to the importance of cuticle; on the other hand, some experiments I have carried out on transpiration in the larval mealworm show that the total amount of cuticle does not influence the transpiration, so that we are to conclude that, more than the thickness, is important the area of the cuticle.

An increase in external temperature determines an increase in transpiration, which is different in the various species of Tenebrionids.

Small spiracles—which probably represent an adaptation to reduce the transpiration—are often associated with round or plump shape of the body, which also brings about a reduction in loss of water.

The differences in the amount of water lost through the spiracles and that lost through the cuticle are well documented by experiments with dead animals with open and blocked spiracles.

Together with the gain or loss of water, there is constantly an exchange of water between the body and the environment, as shown by means of the use of Hydrogen isotops (Deuterium, Govaerts and Leclercq, or Tritium, Marcuzzi and Santoro).

During the period of the so-called “prenymphosis” the water balance of the mealworm is profoundly upset, so that it is necessary to consider this as a different physiological stage of the animal.

BIBLIOGRAPHY

- COMENGE M. and E. OJEDA, Sobre el metabolismo del *Bombyx mori* L., III. Glucidos y lipidos; IV. Metabolismo de protidos, *Rev. Esp. Fisiol.*, 4, 1948, 109. — FINK, D. E., Physiological studies on hibernation in the potato beetle, *Leptinotarsa decemlineata* Say., *Biol. Bull.*, 49, 1925, 381. — GOVAERTS J. and J. LECLERCQ, Water exchange between insects and air moisture, *Nature*, 157, 1946, 483. — LECLERCQ J., Influence des conditions hygrometriques sur les larves, les nymphes et les adultes de *Tenebrio molitor* L., *Arch. Intern. Physiol.*, 55, 1948, 366. — LEES, A. D., The water balance in *Ixodes ricinus* L. and certain other species of ticks, *Parasitology*, 37, 1946, 1. — LEES, A. D., Transpiration and the structure

of the epicuticle in ticks, J. exp. Biol., 23, 1947, 379. — MARCUZZI G. and P. MISTRELLO, Il contenuto d'acqua del *Tenebrio molitor* L., Riv. Biol., 51, 1959, 343. — MARCUZZI G. and V. SANTORO, Indagini sul ricambio idrico del *Tenebrio molitor* mediante acqua tritata, Ric. Scientif., 29, 1959, 2576. — NIEMIERKO W. and S. CEPELEWICZ, Studies in the biochemistry of the waxmoth (*Galleria mellonella*), I. Growth of the larvae and their chemical composition, Acta Biol. Exper., 15, 1950, 57. — TEISSIER G., Recherches morphologiques et physiologiques sur la croissance des Insectes, Trav. Stat. Biol. Roscoff, 9, 1931, 29. — WEBER H., Grundriß der Insektenkunde, Stuttgart, 1954.

DISCUSSION

M. E. SOLOMON: Dr. Fraenkel (in this discussion) says that when he starved larvae of *Tenebrio molitor* for a week or so, their moisture content increased. This also happens with the Flour Mite (*Acarus siro* = *Tyroglyphus farinae*) during the first few days after its transfer to a high humidity from a lower one. But if it is transferred from a higher to a lower humidity, its moisture content falls. This is also true of some insects.

Dr. MARCUZZI tells us that the percentage fat content of his *T. molitor* larvae varied inversely with their moisture content. But did the amount of fat actually change, or was this inverse correlation due entirely to the changes in water content?

MARCUZZI: I think that there is both an absolute and a relative variation in fat content during the larval life of *T. molitor*.

K. MELLANBY: Much work on mealworms has shown that *Tenebrio molitor* can survive under dry conditions, but nevertheless this insect grows much better when water is present. If larvae are able to drink water from time to time, they can (at 25°C) have 6 generations in a year, whereas if water is not available they will have only one generation each year. Growth is quicker, and much more fat is laid down in larvae which are able to drink than on others with the same diet and under the same temperature and humidity conditions.

D. MURRAY: From studies in the water requirements for normal growth of *Tenebrio molitor* larvae I have made two main conclusions. First is that the water requirement is related to the content of the roughage in the diet, so that at a low R. H. (15%) the larvae cannot grow on bran but they can grow on flour although only slowly. Second is that the actual quantity of bran eaten is dependent on the R. H. and at low humidity the larvae do not eat so much and at lowest humidities they cease eating at all after a few days.

MEASUREMENTS OF OXYGEN CONSUMPTION OF INDIVIDUAL AEDES TAENIORHYNCHUS

ARDEN O. LEA

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

As a part of an investigation of the behavioral and physiological aspects of autogeny in this mosquito, oxygen consumption by single adults was measured. A Scholander-type micro-respirometer was used in which 1/1000 inch of plunger is equivalent to 0.031 microliters of oxygen consumed. This sensitivity made possible the measurement of oxygen uptake at one minute intervals.

The objective of this study is to determine whether metabolic differences occur between autogenous and anautogenous individuals in various physiological states and under different environmental conditions.

RELATIVE HUMIDITY OF THE AIR AS A REGULATOR OF THE FALL WEBWORM POPULATION¹

MILORAD D. TADIĆ

Laboratory for Biological Control — Beograd (Zemun)
Institute for Plant Protection — Beograd (Topčider)

The sudden appearance of the Fall Webworm (*Hyphantria cunea* Dr.) in Europe and the war conditions in the course of the World War II, which accelerated its spread as well as the economic damages it had caused, gave an impetus to the activity of all interested countries and organizations on our continent with a view to keeping this pest in check. As one of the series of measures which had been taken in this direction, there was also organized the study of possibilities for biological control of the Fall Webworm in Europe.

The first experiences in the work on biological control of the Fall Webworm in Yugoslavia showed the necessity of a circumstantial knowledge of the oecology of this insect. In the homeland of the Fall Webworm in North America it was unnecessary to make a detailed inquiry into its oecology; in the new environment, however, it was indispensable to undertake, from every point of view, the study of this moth. Thus, for instance, in the course of the first few years, the research work concerning the biology and discovery of methods for mass breeding of American parasites often required previous investigations of the host itself—the Fall Webworm. Such a situation induced the European entomologists to pay a particular attention, among other things, also to the study of oecological factors influencing the development of the Fall Webworm.

All observations collected in the course of previous investigations of the Fall Webworm in Europe, pointed out the fact that it is a hygrophile insect, i. e. the one requiring for its development a certain increase of relative humidity. This fact, however, has not yet been ascertained by precise experiments. This question was extremely important for the activity on the biological control of the Fall Webworm, for shedding some more light into the domaine of the Fall Webworm oecology makes possible, in addition to other things, to set up a conception concerning the conditions of the permanent laboratory breeding of this moth. These were the reasons which induced the Institute for Plant Protection in Beograd (Zemun) to undertake in 1957, the present study.

Method of investigation and equipment

The experimental work of this kind, carried out under laboratory conditions, required a particular apparatus. Such an apparatus has been constructed (Fig. 1)². It consists of following elements: A—electric air pumps, B—columns for drying or moistening the air, C—exsiccator with a hygrometer for checking the humidity of the air, D—nursery with cylinders, E—controller of the air circulation. The whole appliance has to be installed in a climatic chamber, keeping up automatically a determined relative humidity, because this humidity serves as a base for obtaining the desired degree of humidity in the nursery. Characteristic features of this apparatus are as follows:

1. It makes possible the individual rearing of insects in all development stages under controlled and equalized conditions.
2. It makes possible to obtain the desired degree of humidity in the nursery.
3. It offers a permanent circulation of the air of determined humidity in the nursery.
4. A simple handling of insects in the nursery.

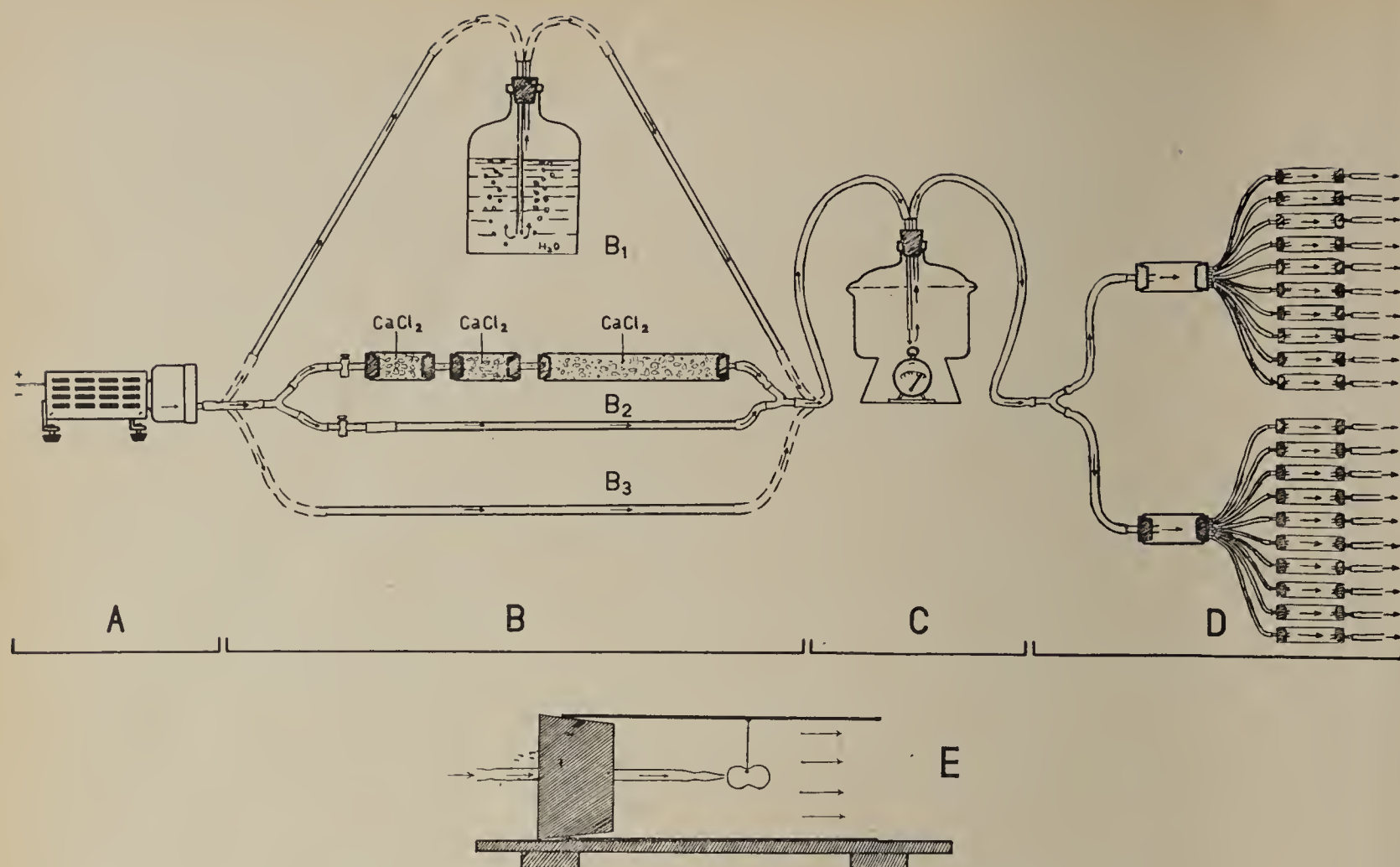
Experiments were carried out at 50, 70, 100 p.c. of relative humidity, while the temperature was maintained at a constant level of 27°C.

Embryonal development of the Fall Webworm under the conditions of different relative humidity

These experiments were completely carried out under the desired conditions, i. e. the Fall Webworm (both ♂ and ♀) were placed in cylinders for rearing as they were

¹ This communication represents a short abstract of a study to be published subsequently in extenso.

² A similar apparatus is used in the European laboratory of CIBC. The apparatus presented here has been improved as to the possibility of regulating the humidity in the nursery and constructed for individual breeding of insects.



copulating or immediately after their emergence. In this way, the eggs deposited in cylinders were exposed to the action of the determined humidity since the moment in which the oviposition had taken place to the completion of the hatching of caterpillars.

Already in 1957 the informative investigations showed that different conditions of humidity exerted no essential influence on the embryonal development itself with the Fall Webworm. The organized experiments, carried out in the course of 1958 and 1959 corroborated these observations and showed that the embryonal development of the Fall Webworm takes a normal course under the conditions of 50, 70 and 100 p. c. of humidity, without considerable deviations. It could be inferred that the Fall Webworm had no particular requirements as to a determined degree of humidity during the embryonal development, i. e. the development takes place equally at 50 and at 100 p. c. of humidity. On the contrary, in the course of the post-embryonal development, the Fall Webworm caterpillar requires special conditions in this respect.

Post-embryonal development under the conditions of different relative humidity

This experiment has been carried out in the above described apparatus by placing the young Fall Webworm caterpillars immediately after they had hatched, individually in the cylinders for rearing.

The rearing of caterpillars, i. e. providing for the above conditions and fresh leaves for alimentation in the nursery, represented the essential problem in this work. It was achieved by putting a small flask containing some water and a mulberry leaf into each cylinder where a caterpillar was being reared. The petiole was dipped in the water and the flask obturated with a piece of cotton-wool, coated with paraffin, maintaining thus the freshness of the leaf and preventing the evaporation of the moist cotton-wool in the nursery. These flasks containing the leaf were daily replaced for each caterpillar in the experiment, allowing thus the survey of the bitten surface of the leaf in the course of the caterpillar development.

When the embryonal development had been completed already in the process of hatching of caterpillars, the influence of the conditions of different humidity was fully manifested. In the course of the process of hatching and immediately afterwards, the young caterpillars represent the sore spot of the Fall Webworm development with regard to the deficiency of humidity. It can be observed already between 50 and 70 p. c. humidity in the following table:

Humidity	Number of egg clusters in experiments	Total of hatched caterpillars	Number of unfertilized eggs	Caterpillars dead in hatching	Total number of deposited eggs
50%	10	3431	538	1693	5662
70%	9	5083	412	286	5781

It is, however, necessary to emphasize that the mortality at 50 p. c. humidity continued to affect the young caterpillars in the course of the first and, to a certain extent, also the second development stage. Thus, the mortality with caterpillars fed with old mulberry leaves at the 50 and 70 p. c. humidities offered, in the first generation fo 1958, the following picture:

Humidity	Number of caterpillars in the 1st stage in experiments	Mortality in							Chrys.	Imag.
		1st	2nd	3rd	4th	5th	6th	7th		
50%	37	25	5	—	2	—	2	1	2	—
70%	10	—	—	—	—	4	—	—	2	3

A very small number of the Fall Webworm caterpillars which, at the 50 p. c. humidity reach the 4th stage, usually complete their development, but with an extended development period, a diminution of the size and an increased number of moultings.

It can be inferred that the deficient relative humidity of the air of 50 p. c. almost checks the development of young Fall Webworm caterpillars or rather kills a large number of individuals in the process of hatching as well as in the course of the first development stage, i. e. it acts as an abiotic factor reducing the population of this pest. This can account for those phenomena in the nature, when, after the mass appearance of the Fall Webworm in Yugoslavia in 1951, the population of this insect was suddenly so thinned in the following year, 1952, that the caterpillars were hardly to be found on otherwise strongly attacked terrains in the nature, but it is necessary to mention that these terrains were at that time affected by an exceptional drought.

Chrysalidation of the Fall Webworm under the conditions of different relative humidity

This experiment was also carried out in the above described apparatus by putting in each cylinder in the nursery an adult caterpillar of the 5th or 6th stages and a flask containing a leaf for alimentation. Afterwards it was regularly checked the beginning of chrysalidation (separately praepupa and separately pupa) as well as the progress of the emergence of moths.

The annual experiments carried out with caterpillars of the 1st generation of 1959 showed that the reduced humidity increased the mortality of pupae, shortened the period of chrysalidation, i. e. even in this stage acted the deficiency of the relative humidity as an abiotic factor, reducing the Fall Webworm population.

Conclusions

Au moyen d'un appareil spécialement construit, dont la description est donnée ci-dessus, on a examiné le développement embryonnaire, post-embryonnaire et la chrysalidation de l'Ecaille fileuse par rapport aux différentes conditions d'humidité relative. (50, 70, 100 %).

1. Les différents degrés d'humidité relative ne manifestent pas une influence particulière sur le développement embryonnaire de l'Ecaille fileuse.

2. L'humidité relative de 50 % déficitaire pour l'Ecaille fileuse, rend presque impossible le développement des jeunes chenilles, principalement au cours l'éclosion et pour les néonates. Dans cette période de développement presque toutes les chenilles sont frappées de mortalité. La diminution d'humidité relative agit donc comme un facteur abiotique qui réduit la population de l'Ecaille fileuse au plus bas niveau. Cela explique l'apparition soudainement insignifiante de ce papillon en Yougoslavie en 1952 après son apparition en masse en 1951. Les stades plus âgés de chenilles de l'Ecaille fileuse se montrèrent beaucoup plus résistants aux conditions de l'humidité déficitaire.

3. Dans la période de chrysalidation l'Ecaille fileuse se montrait également sensible aux conditions de l'humidité déficitaire, mais à un moindre degré qu'au début du développement post-embryonnaire.

THE EFFECT OF LOW OXYGEN TENSION ON ADULT MOSQUITOES

RACHEL GALUN

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

Very little information regarding the physiology of insects at low pressures is available. Therefore the survival, water loss and oxygen uptake of adult *Aedes aegypti* L. under lowered atmospheric pressures (down to 60 mm Hg) and in various gas mixtures was studied.

The regulation of oxygen uptake at low pressures was found to be achieved only by changes in the spiracular activity. The frequency of pulsations, and the aperture of the spiracles increase with decreasing pressure. At pressures less than 100—200 mm Hg the spiracles stay permanently open. Thus dehydration becomes one of the major reasons for mortality at low oxygen tensions. This factor was later eliminated by working at 100% relative humidity. Even then, lack of oxygen was not the only cause for mortality, since the mortality at low atmospheric pressures is much higher than at equal oxygen tensions obtained using appropriate oxygen-nitrogen mixtures at a total pressure of one atmosphere. Nevertheless, the survival at low pressure is improved if the air is replaced by oxygen.

The oxygen uptake was measured with a respirometer, especially designed for work at low pressures. The mosquitoes were able to maintain a constant oxygen uptake (in mg/hour) down to oxygen tensions of 20—30 mm Hg (whether this tension was achieved by decompression or the use of nitrogen-oxygen mixtures of one atmosphere). Below this oxygen tension the oxygen uptake drops much faster under decompression than in oxygen-nitrogen mixtures, indicating that low pressure per se (and not only the lack of oxygen accompanying it) is detrimental to the respiration of mosquitoes.

THE RELATIONSHIP BETWEEN THE OUTPUT OF CARBON DIOXIDE AND SEXUAL MATURATION IN TWO SPECIES OF LOCUSTS (*Schistocerca gregaria* Forsk and *Nomadacris septemfasciata* Serv.) AS SHOWN BY THE INFRA RED GAS ANALYSER

A. G. HAMILTON

Biological Department, St. Thomas's Hospital Medical School, London, S.E.1.

Introduction

It has been known for some time that many insects discharge the CO_2 produced during metabolism in bursts while others discharge it as a continuous stream (Punt 1950 and 1956; Schneiderman 1953 and 1956; Buck, Keister and Specht 1953; Hamilton 1959; Wilkins 1960). The present work is an attempt to show that the change from one type of discharge to the other may be correlated with sexual development in some species.

I wish to record my thanks to Mr. A. G. Dinnes for technical assistance; to Mr. A. L. Wooding for photographic work, to the Anti-locust Research Centre, Dr. D. L. Gunn and Mr. D. F. Woodrow for the original stocks of locusts, and to the Central Research Fund of the University of London for a grant.

Material and methods

The male locusts used in these experiments were reared and kept, between each experiment, in cages at $32^\circ \pm 3^\circ\text{C}$ and at a relative humidity ranging from approximately 60% to 70%. Each cage was artificially lighted for 8 hours per day by a 25-watt electric lamp and screened from full daylight by curtains which proved not to be fully light proof.

The method of demonstrating the periodic or continuous discharge of CO_2 was to pass a stream of CO_2 free air, at a temperature of $32^\circ \pm 0.3^\circ\text{C}$, and at a relative humidity of $65\% \pm 3\%$, through a tube (in the dark) containing the insect and then through the Infra Red Carbon Dioxide Analyser (Hamilton 1959 and in prep. press). The percentage of CO_2 produced was recorded on a graphic recorder. The rate of flow of air over the insect was controlled so that it was equivalent to 100 mls per minute at 0°C . Thus the percentage recorded by the analyser can be taken as a quantity and recorded as microlitres per locust per minute. This method of recording was found to be very satisfactory because it enabled a comparison to be made with the results obtained chemically (Hamilton 1956).

Experimental results

(a) *Schistocerca gregaria*

It has been shown (Hamilton 1956, 1959 and in prep. press) that the amount of CO_2 produced by male *Schistocerca* adults changes throughout their life. To demonstrate the relationship between sexual maturation and the method of discharge only a few recordings will be given here (Fig. 1, A to F).

Males, 3 hours after emerging as adults (this gives the cuticle time to harden sufficiently so that the locust can be handled) discharge the CO_2 in bursts (A) at the average rate of 25 bursts per hour. Observation under the binoculars showed that the bursts of CO_2 are the result of the locust stopping all respiratory movements and closing all spiracles for $1\frac{1}{2}$ minutes (average). Then at the end of this period respiratory movements start and the spiracles open and close at the rate of 1 opening per second (average) for 15 to 30 seconds. This close relationship between the opening of the spiracles and the bursts of CO_2 indicates that in *Schistocerca* of this age the CO_2 is discharged through the spiracles.

By the time the adults are 15 hours old the bursts of CO_2 are becoming less marked (B). There is a temporary drop after the insect has recovered from the exertion of casting the last hopper skin but they now start to feed and the output of CO_2 increases.

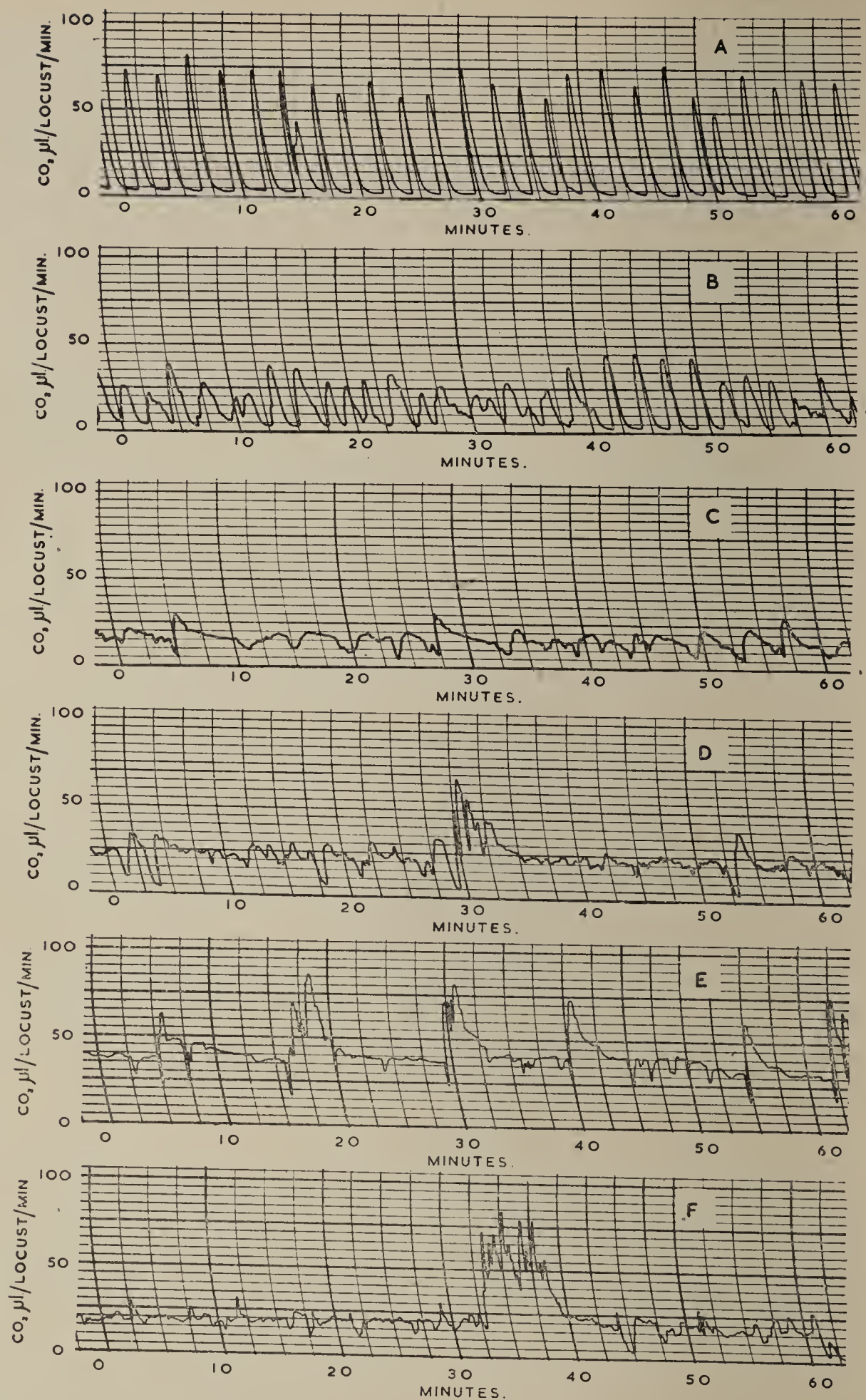


Fig. 1. Recordings showing the output of CO₂ by male *Schistocerca* at different ages after emerging as adults. A. 3 hours, B. 15 hours, C. 1 day, D. 2 days, E. 6 days, and F. 21 days.

When 1 day old the CO₂ is discharged in a continuous stream with peaks which can be correlated with changes in the rate of respiratory movements (C). From this age onwards there is always a continuous discharge of CO₂ but fluctuations in the amount occur (D, E and F). Observations made under the binoculars indicate that these fluctuations represent changes in the rate of respiratory movements. If the locusts try to move along the tube then the increase in the output of CO₂ is sustained for some time (E and F) and the amount produced is related to the vigour of the movement. In

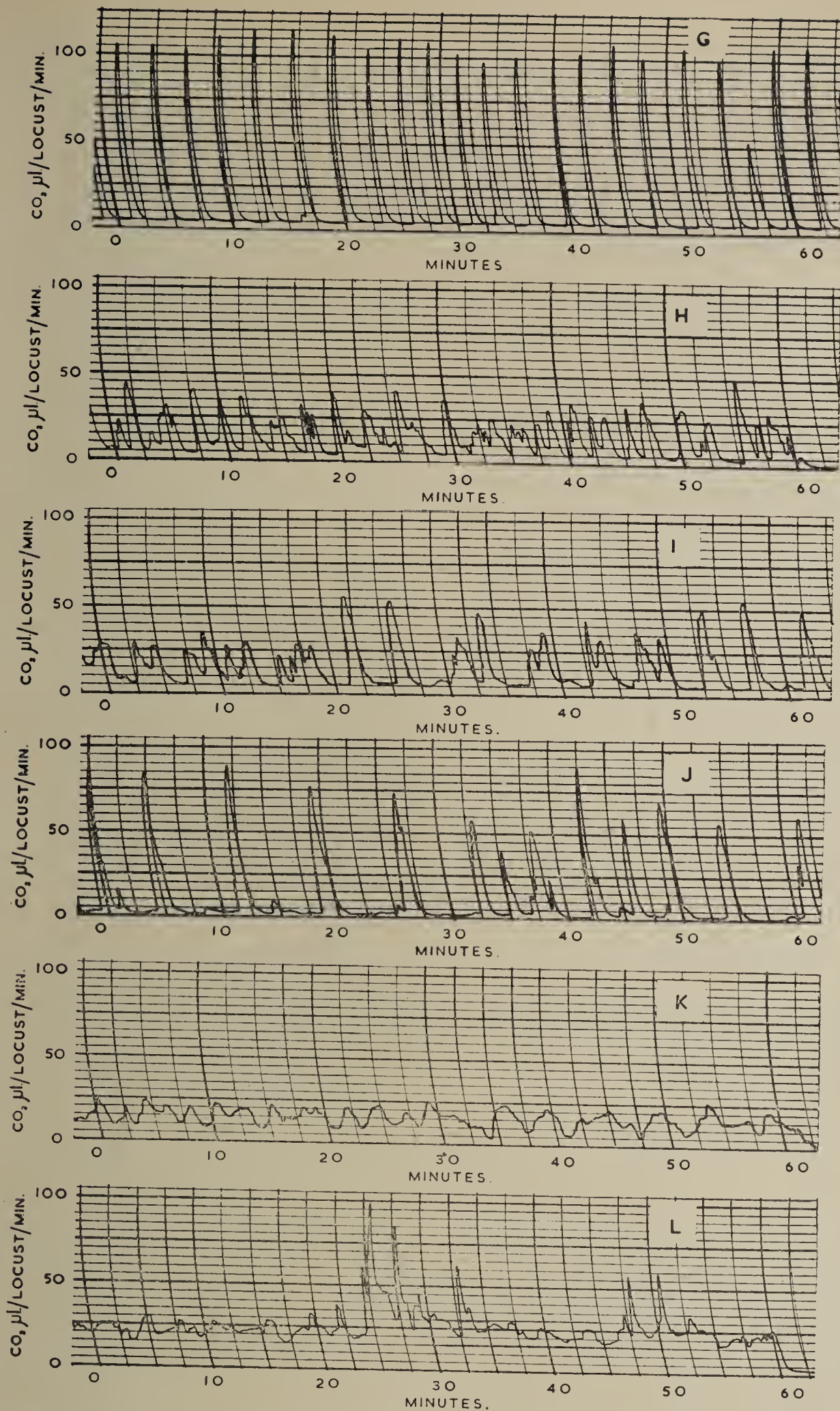


Fig. 2. Recordings showing the output of CO₂ by male *Nomadacris* at different ages after emerging as adults. G. 3 hours, H. 2 days, I. 6 days, J. 21 days, K. 90 days, and L. 100 days.

Schistocerca males the average output of CO₂ increases until a peak is reached between the 4th and 6th day (E.) Although the amount of CO₂ produced starts to decrease about the 6th day, males do not reach their maximal weight until the 7th or 8th day of adult life. The decrease in the amount of CO₂ continues until about the 21st day, by which time *Schistocerca* are sexually mature.

(b) *Nomadacris septemfasciata*

Owing to the slower rate of sexual maturation of this species it is not possible to give recordings (Fig. 2, G to L) made at as frequent intervals as for *Schistocerca*.

Males, 3 hours after emerging as adults discharge their CO_2 in bursts at the average rate of 21 bursts per hour (c. f. *Schistocerca*—25) but after this age the two species do not behave in the same way nor indeed do all male *Nomadacris* behave in the same way. Many *Nomadacris* continue to discharge their CO_2 in bursts until the approach of sexual maturity, while others discharge it, during the first week or so, in such a way as to indicate rhythmical variation in the rate of respiratory movement (H at 2 days and I at 6 days). After this period they return to the burst method of discharge and at 21 days (J) discharge it at the average rate of 13 bursts per hour. At this age they are still increasing weight, whereas *Schistocerca* reach their constant weight at 7 or 8 days after becoming adult and are sexually mature at 21 days. Thus it would appear that in spite of the fact that they are being kept at what would seem to be a suitable light intensity, temperature and relative humidity and are feeding, they go into adult diapause and at 21 days show no sign of sexual maturity. The changes in CO_2 output which take place after 21 days vary from generation to generation and seem to be dependent upon the time required to reach maximal weight and sexual maturity. Because of this difference in the rate of sexual maturation I will treat each generation separately.

The first generation hatched and reared in the laboratory were from eggs collected in the field (Rukwa Valley, Tanganyika). The adults emerged during the last week in January 1959 and the males reached their maximal weight in 90 to 100 days. Recordings made at 90 days (K) show that they have started to change from the burst method of discharge of CO_2 to the continuous method. At 100 days (L) they are producing a steady stream of CO_2 . (The marked increase between 20 and 30 minutes on this recording is due to some movements by the locust.) They started to oviposit on the 93rd day (i. e. last week in April 1959).

In the 2nd and 3rd generations the recordings are very similar in appearance to those of the 1st, only the time required to reach a certain stage is different. Therefore no figures are given.

In the 2nd generation adults emerged during the 1st week in July 1959 but the males did not reach the maximal weight until approximately 200 days. Abundant food was always available and as most locusts produced faeces during the experimental period food cannot be the reason for the long delay. Recordings of the output of CO_2 at 200 days show that the bursts are becoming irregular, while at 225 days the recordings show a continuous discharge with only very slight variations. Oviposition started at 211 days (several batches tested) in middle of January 1960. Here again it would seem that the change in the method of discharging CO_2 is linked with sexual maturity but in this generation the time required was approximately twice the time required by the 1st generation.

In the 3rd generation adults emerged during the 1st week in March 1960. The first sign that the bursts of CO_2 were becoming less distinct appeared in recordings made at 67 days, while those showing a continuous discharge were made at 90 days. Oviposition started at 81 days (several batches tested) in the last week of May 1960. Thus the 3rd generation reached sexual maturity in slightly less time than the first generation.

In all 3 generations occasional reversion to the burst method of discharge of CO_2 occurred. This may be due to light conditions being near the critical level.

Discussion and Conclusion

Although there is great individual variation in the rate of sexual maturation in *Schistocerca* it is evident, from the fact that the change from bursts to a continuous discharge of CO_2 takes place during the 1st day of adult life, that there is no diapause if conditions are favourable. Thus sexual maturation is a gradual process which starts as soon as the adults emerge and culminates when mating starts 18 to 20 days later. Also the changes in the amount and method of discharge of CO_2 , like sexual maturation, can be correlated with weight and colour change (Norris 1952; and Hamilton 1956).

Before discussing the changes in the method of discharge of CO_2 by male *Nomadacris* it is essential to note that under natural conditions in the Rukwa Valley there is an adult diapause (Morant 1947; Burnett 1951; Robertson 1958; Chapman 1959; and others) which lasts for approximately 8 months. This diapause ends when oviposition starts, following the rains, in November. At this season, in the Rukwa, there is in addition to an increase in temperature and humidity, an increase in the hours of daylight. While it has been known for some time (Hamilton 1936; Albrecht 1953; Robertson 1958; Chapman 1959; and others) that temperature and humidity play a part in sexual maturation, it has only recently (Norris 1958; and 1959) been shown that light is a very important factor. Norris (1959) says that between 12 and 13 hours is the critical level for the induction of a short diapause.

In my experiments the 1st generation emerged as adults in January 1959 when the hours of daylight were increasing. There was a short diapause before a change to a continuous discharge of CO_2 occurred and oviposition started in 93 days.

The 2nd generation emerged as adults in July 1959 when the hours of daylight were decreasing. Although exposed to longer hours of screened daylight than the 1st generation, during the first 93 days they did not reach sexual maturity in this period. They went into a long diapause and did not change to the continuous discharge of CO_2 until January 1960 when the hours of daylight were beginning to increase. Thus oviposition did not start until they had been 221 days in the adult stage.

The 3rd generation emerged as adults in March 1960 when the hours of daylight were increasing. They changed to the continuous discharge of CO_2 in a shorter period than the 1st generation. Oviposition started in 81 days. The faster rate of sexual maturation by this generation in due, I believe, to days being much longer during March, April and May than when the 1st generation emerged in January. Also the hours of daylight were increasing rapidly.

Some years ago I stated (Hamilton 1936) "... it is possible to break the diapause in 1 generation but impossible to do so in a 2nd generation ...". In the light of the above experiments and Norris's work (1958 and 1959) I have re-examined my 1936 records. I find that the adults of the 1st generation emerged in April and oviposition started in 34 days. In the 2nd generation they emerged in October when the hours of daylight were decreasing with the result they did not oviposit until March (135 days) when hours of daylight were increasing again. The 3rd generation of adults emerged in May and oviposition started in 39 days. The faster rates of sexual maturation for the 1936 experiments compared with the present rates was due to no screening of daylight.

In view of the similarity of these two sets of experiments I believe that a gradual increase in the hours of daylight, provided temperature and humidity are suitable, stimulates sexual maturation in *Nomadacris*. Also judging from my recordings of the discharge of CO_2 under conditions described, I believe that a diapause starts and that it is a question of the speed at which it can be broken. Whether or not it may be possible, by changing the conditions of light, to stimulate male *Nomadacris* to switch, without a diapause, to a continuous discharge of CO_2 during the first days of adult life, as in the case of *Schistocerca*, is something for future investigation.

REFERENCES

- ALBRECHT, F. O., 1953. Bull. ent. Res., 44: 1. — BUCK, J. B., KEISTER, M., SPECHT, H., 1953. Anat. Rec., 117: 541. — BURNETT, G. F., 1951. Bull. ent. Res., 42: 473. — CHAPMAN, R. F., 1959. Anti-Locust Bull. Lond., No. 33. — HAMILTON, A. G., 1936. Trans. R. ent. Soc. Lond., 85: 1. — HAMILTON, A. G., 1956 (58). Proc. 10th Int. Congr. Ent., 2: 343. — HAMILTON, A. G., 1959. Nature, 184: 367. — MORANT, V., 1947. Anti-Locust Memoir. Lond., No. 2. — NORRIS, M. J., 1952. Anti-Locust Bull. Lond., No. 13. — NORRIS, M. J., 1958. Nature, 181: 58. — NORRIS, M. J., 1959. Anti-Locust Bull. Lond., No. 36. — PUNT, A., 1950. Physiol. comp. ('s-Grav.), 2: 59. — PUNT, A., 1956. Physiol. comp. ('s-Grav.), 4: 121. — ROBERTSON, I. A. D., 1958. Bull. ent. Res., 49: 479. — SCHNEIDERMAN, H. A., 1953. Anat. Rec., 117: 540. — SCHNEIDERMAN, H. A., 1956. Nature, 177: 1169. — WILKINS, M. B., 1960. Nature 185: 481.

DISCUSSION

Dr. R. GALUN: Have you got any continuous record of the oxygen uptake?

HAMILTON: We are working at it now, but have no records as yet.

de WILDE: In your experiments diapause was broken in *Nomadacris* January. This of course provides no sufficient proof for the action on increasing daylight.

STUDIES ON THE RELATIONSHIP BETWEEN METABOLISM AND TEMPERATURE IN LOCUSTA MIGRATORIA L. AND SCHISTOCERCA GREGARIA FORSK.

KENNETH U. CLARKE, University of Nottingham

Introduction

Studies in the changes of body temperature in insects consequent upon an increase in air temperature have largely been concerned with the equilibrium state reached after the insect has been exposed to the new temperature for some time, or with the mechanisms by which the insect opposes the temperature change and endeavours to keep its body temperature constant. The manner in which the body temperature changes as the air temperature increases has been studied in only a few cases. Koidsuma (1934) and Bodenheimer (1930) studied such changes in *Orthoptera* and found that in response to a large abrupt change in temperature the curves representing the change in body temperature were similar to those of Newton's Law of Cooling.

Repetition of this work showed that this was true in some cases but in a number of locusts the final body temperature showed an excess over the air temperature of 0.5°C. Examination of Bodenheimer's and Koidsumi's figures show that they stopped measurements when the air and body temperatures were equal. Extrapolation of their curves suggests that had they continued, their insects too would have shown an excess in body temperature. The magnitude and abruptness of the temperature change imposed obscures any response the insect might have made during the process of coming into equilibrium. If gentler temperature changes are imposed i. e. range 16—18°C at 0.18°C per minute, then in the absence of radiant heat, the manner in which the body temperature changes was found to depend upon the physiological condition of the insect. The results of this procedure and the further analysis of them form the subject matter of this paper.

The apparatus used is necessarily elaborate and many precautions have to be taken to ensure accurate results. I have not time to describe the apparatus or the technical procedures used now, but I think the following points about the equipment should be mentioned:

a. The temperature measurements were made with copper-constantin thermocouples. The cold junction of each pair was kept in melting ice, and the hot junction was inserted through the right mesepisternum to come to lie under the ventral side of the gastric caecae. The E.M.F. developed was measured to the nearest microvolt with a Cambridge Slide Wire Potentiometer.

b. Air flow was kept constant at 10.7 ccms. per sq. cm. minute. This was done by inserting a sheet of porous plastic material across the floor of the experimental chamber. A small pressure is needed to drive air through this sheet, by keeping this pressure constant an even air flow throughout the whole of the chamber was ensured.

c. Radiant heat is excluded by a pair of aluminium radiation shields completely surrounding the side of the experiment chamber. Measurements showed that the air temperature was always greater than that of any other inanimate object in the experimental area.

d. Changes in humidity were minimised by passing the air through a saturated solution of sodium chloride before it entered the experimental chamber. Measurements showed that this gave an R. H. of 70% at 20°C which decreased to 55% when the temperature was raised to 36°C.

Results

The responses made by the insects to increasing air temperatures are most clearly shown if the differences between air and body temperature are considered. In the curves obtained for normal young adult *Locusta migratoria* the following points are of particular note:—

(a) The initial lag of body temperature behind the air temperature continues until a depression of from 1 to 1.5°C is reached at about 7 minutes after the air temperature has started to increase.

(b) The body temperature then increases as fast or slightly faster than the still increasing air temperature.

(c) When the air temperature ceases to change the body temperature rapidly approaches it, overshoots it, and eventually shows an excess of from 0.2 to 0.5°C.

Compare this with results from locusts that were starved for 48 hours prior to the experiment. In this case the depression of the body temperature continues throughout the time the air temperature is increasing, and it reaches a greater value than that found in normal insects. After the cessation of air change the body temperature increases but does not equal or overshoot the final air temperature.

In order to estimate the possible extent to which changes in the physiological condition of the animal could alter its response to temperature changes, M/100 potassium cyanide was used to depress the response, and M/1000 2:4 dinitrophenol (DNP) was used to exaggerate it. Three animals were used in each of these experiments, a control injected with 0.15 ml of Griffiths (1941) Ringer solution, one with 0.15 ml. KCN, and one with 0.15 ml. DNP. The control insect behaved as did the normal ones. The one injected with KCN showed a response similar to that found in starved locusts; that injected with DNP showed a normal initial depression, thereafter the body temperature increased more rapidly than the air temperature and showed a larger excess than found in the normal animal. In most cases this excess was in the order of 1°C.

The effects of an injection of DNP when the air temperature around the insect is kept constant caused no increase in body temperature. This suggests some intermediary change necessary for the action of DNP is caused by a change in air temperature.

To aid in the further analysis of these results it seemed advisable to form a hypothesis as to the mechanisms involved in the responses observed and to test this experimentally. After consideration of this and of the published results of many other workers the following hypothesis was formed. The different changes in body temperature due to the different treatments of the animals before testing, were due to changes in the insect's metabolism. These changes are mediated through hormones released from the endocrine glands, the most probable glands being the corpora allata. The release of the hormone from the gland is controlled by the nervous system. The activity of the nervous system in this respect arises from the preception of environmental temperature changes by the insect's sense organs.

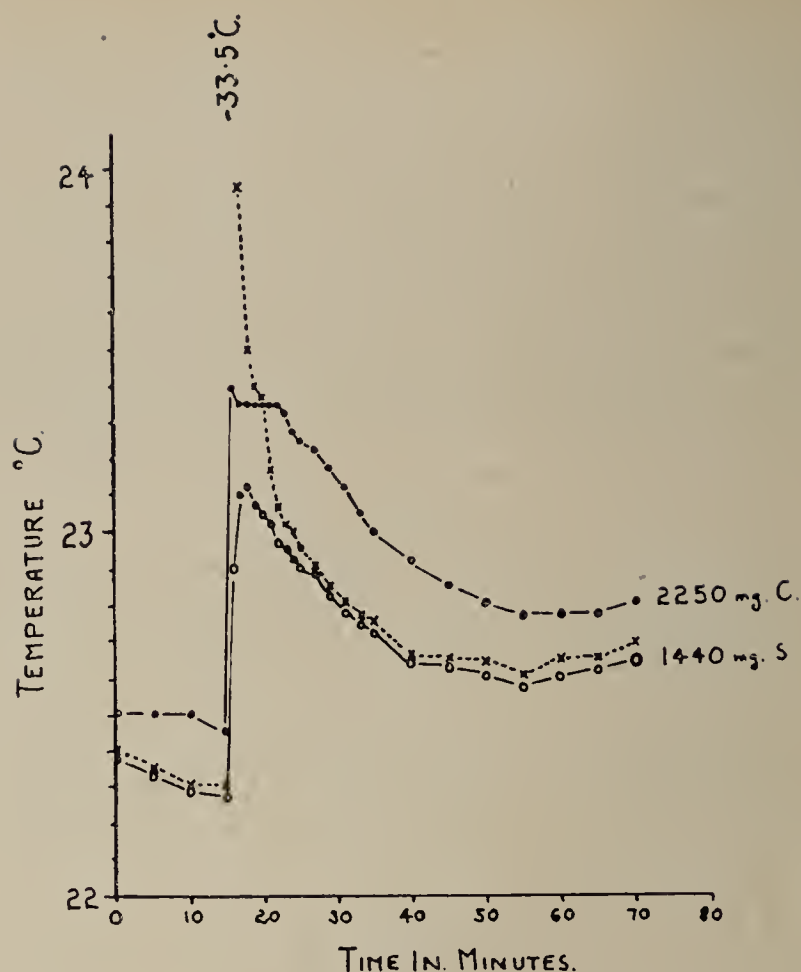


Figure 1. Changes in the body temperature of starved (S) and normal (C) adult males of *Locusta migratoria* when exposed to the flash temperature technique. x.....x, air temperature; ○——○ starved insect; ●——● normal fed control animal.

The experiments now to be described go some way to verify this hypothesis, but they certainly do not prove it, nor do they exclude other explanations of the results obtained above.

If the effect is mediated through the sense organs it should be possible to produce some stimulation of metabolism by a flash of heat too small to effectively warm up the bulk of the locust body, and then to eliminate the effects of such a flash by the amputation of the insect's temperature receptors.

By inserting an electric heater into the air stream it was possible to warm the insect for a few seconds, and to examine the changes in body temperature for evidence of increased heat production.

Figure 1 shows the result of doing this on a starved and a normal male of *Locusta migratoria*. The heater was on for a period of 5 seconds; the first measurements were taken a minute later. The air temperature at this time was some 10 to 14°C higher and its value is shown in the figure at the top of the diagram. The normal animal shows a rapid increase in temperature of about 1°C and maintains this increase for some 7 minutes before the temperature starts to decrease. In the starved animal there is an increase of about 0.8°C, and then the body temperature immediately begins to decrease, the curve closely following the falling air temperature. It is of particular note that it is the heavier locust which shows the greatest temperature increase and maintains it for a longer period. This is contrary to what would be expected if mere physical heating is responsible for these changes.

Geist (1928) showed that in *Melanoplus differentialis* the antennae, the fore tarsi; the hind tarsi, and the mid tarsi were more sensitive to heat than the other parts of the cuticle, and most sensitive in the order listed above. Figure 2 shows the results obtained when adult *Schistocerca gregaria* which had had, either the antennae (A), the fore tarsi

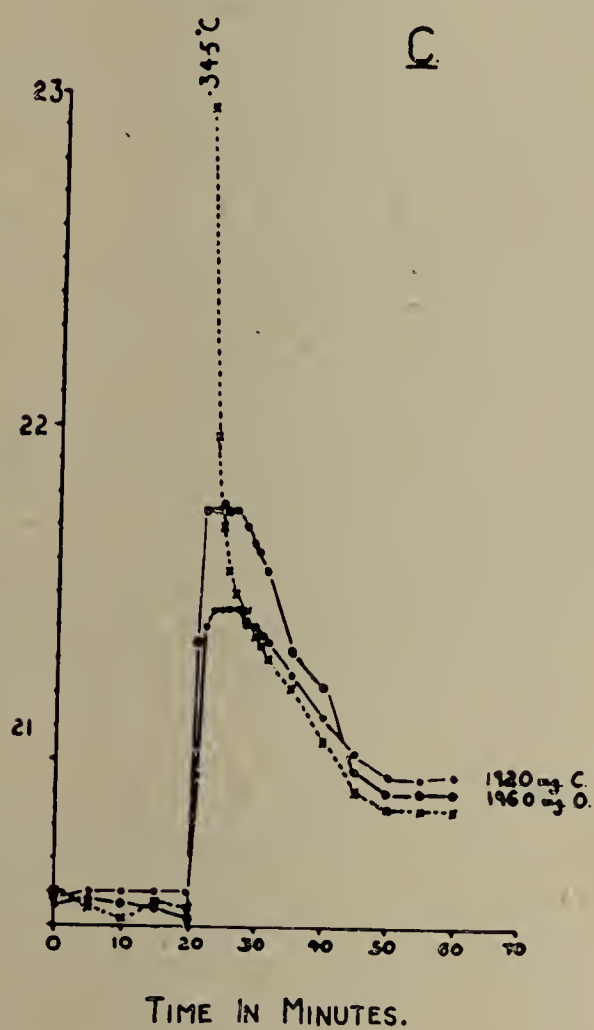
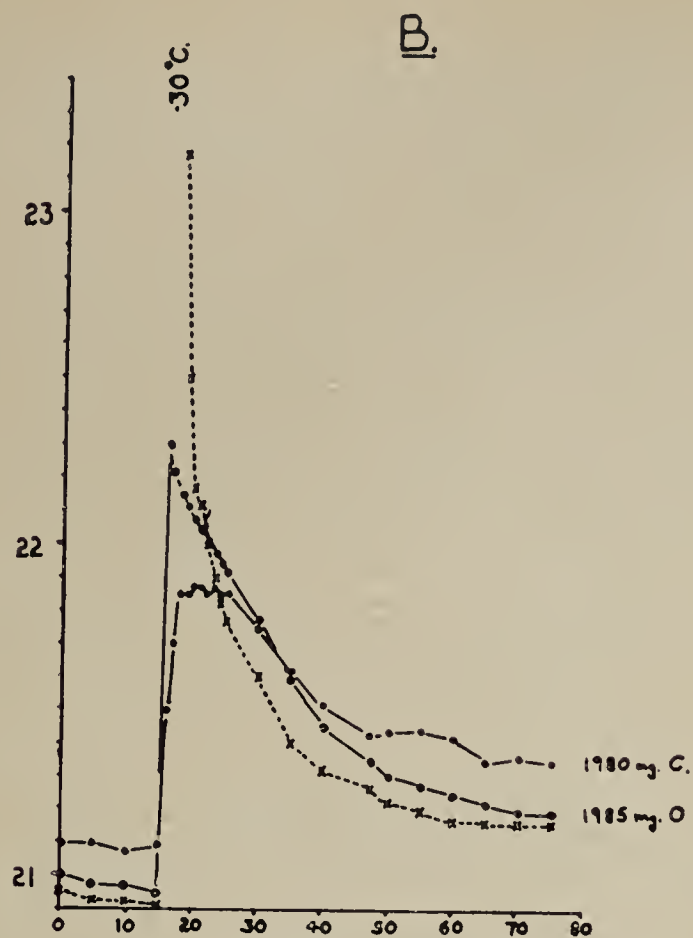
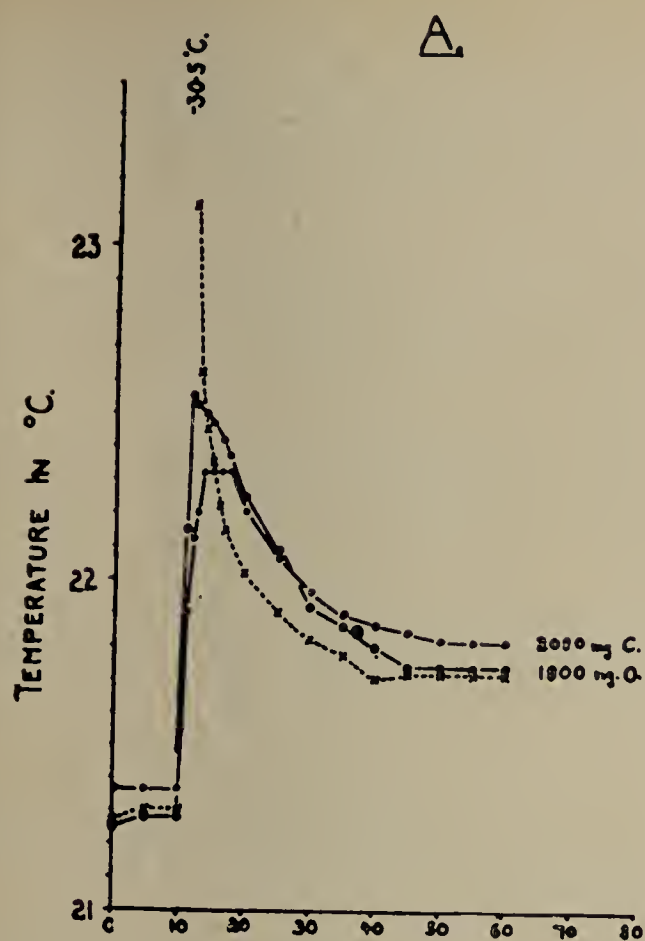


Figure 2. This shows the changes in body temperature of adult males of *Schistocerca gregaria* with antennae amputated A; fore tarsi amputated B; and hind tarsi amputated C; compared with unoperated controls when exposed to the flash temperature technique. x.....x air temperature, o———o operated animal, ●———● control. Weights of animals are given in milligrams, peak temperature reached is given at the top of each figure.

(B) or the hind tarsi (C) removed and when the wounds were healed were then subjected along with an unoperated control to the flash heat procedure described above. In the case of the antennae and the fore tarsi the operated animals showed a greater increase in temperature than their controls, and unlike the latter no plateau was present, the body temperature falling immediately after the peak had been reached. In the case of the hind tarsi, and this is true of the mid tarsi too, the operated animals showed the presence of the plateau although at a somewhat higher level than that of their controls. The differences obtained in these experiments strongly suggest that temperature receptors on the antennae and fore tarsi must be intact if normal response are to be obtained.

Experiments to show that the corpora allata were necessary to the results obtained, by allectomising adult locusts have so far failed. After difficulties associated with the operative technique had been overcome, the operated animals were very reluctant to feed. I have no cases in which starvation did not offer an alternative explanation for the differences that were found.

It is perhaps worth noting that normal animals showed a mean diameter of the corpora allata of 0.3919 mm, and those starved for 3 days a mean of 0.3162 mm. There was no overlap in the two groups of 12 animals measured.

Due to the kindness and co-operation of Dr. R. Baldwin of the Cancer Research Laboratory at Nottingham it was possible to examine further the action of DNP on the metabolism of the locust. DNP is one of many substances known to cause oxidative phosphorylation, this in many cases being accomplished by the activation of an ATP-ase on the mitochondrion (Schneider 1959). In addition it increases the oxygen consumption by influencing the hydrolysis of high energy phosphate bonds. (Slater and Lewis, 1954). We therefore isolated mitochondria from the fat body and thoracic muscles of *Locusta migratoria* and *Schistocerca gregaria* following the procedures describe by Bellamy (1958) and testing the effects of the addition of DNP, corpora allata, and corpora cardiaca upon their rates of oxidation in a succinate media.

The effect of adding DNP to give a final concentration in the flasks of 10^{-4} M resulted in a reduction of the oxygen consumption compared with that of control preparations.

The addition of the corpora allata and the corpora cardiaca was accomplished in the following manner. These glands were dissected out from mature adult locusts, the pair of corpora allata being added to one flask, and the corpora cardiaca from the same individual to another flask. The glands were ruptured on the side of the flask by a glass rod and their content thus released into the mitochondrial preparations. The effect of the corpora allata was to stimulate respiration by some 20%, and of the corpora cardiaca to decrease it by from 2—5%. When both the corpora allata and DNP were added together to the mitochondrial preparation not only does the DNP fail to depress respiration but the oxygen consumption is higher than when the C. A. is present alone.

These experiments indicate that stimulation of respiration by DNP occurs only in the presence of corpora allata hormones, and this fits in well with the hypothesis that temperature stimulation causes the release of the corpora allata hormones, and the failure experimentally to obtain an increase of body temperature by DNP when the air temperature was kept constant.

Although these experiments do not prove the above hypothesis or exclude other explanations it was felt that the results obtained are of sufficient interest in themselves to be put before you regardless of the context in which they were obtained.

REFERENCES

- BELLAMY, D. (1958). The structure and metabolic properties of tissue preparations from *Schistocerca gregaria*. *Biochem. J.*, 70, 580—589. — BODENHEIMER, F. (1930). Studien zur Epidemiologie, Ökologie und Physiologie der afrikanischen Wanderheuschrecke (*Schistocerca gregaria* Forsk.), *Z. angew. Entomol.* 15, 435—557. — GEIST, R. M. (1928). Heat sensitive areas in grasshoppers. *Ann. entomol. soc. Amer.* 21, 614—618. — GRIFFITHS, J. T. (1941). Effects of pH and of various concentrations of NaCl, KCl, and CaCl₂ on motility of the isolated crop of *P. americana*. *Iowa State Coll. J. of Sci.* 16, 57—59. — KOIDSUMI, K. Experimentelle Studien über die Transpiration und den Wärmehaushalt bei Insekten. *Mem. Fac. Sci. Agric. Taihoku Imp. Univ.* 12, 1—179; 281—336. — SCHNEIDER, W. C. (1959). Mitochondrial metabolism. *Advances in Enzymology*. XXI, 1—72. — SLATER, E. C. and LEWIS, S. E. (1954). Stimulation of respiration by 2:4 dinitrophenol. *Biochem. J.* 58, 337—345.

DISCUSSION

de WILDE: Two years ago we found with Dr. Stegwee that active corpora allata have a stimulating action on O_2 -uptake in Colorado beetle-homogenates. This was especially so in diapause-adults. We have now also made these experiments with neotenine-extracts from silkworms, with a future result.

Dr. STEGWEE: Cecropia-extracts, containing corpus allatum hormone were found by us to have a stimulatory effect upon oxygen uptake by Colorado potato beetle sarcosomes.

K. MELLANBY: Both falling and rising temperatures are known to cause an increase in metabolism in several insects. The increase in metabolism you describe was brief, only 4 minutes—could not this be neurons, and not require a hormone.

If animals will not feed during experiments, could you inject them and increase the amount of nutritive substances in the haemolymph.

LA VIVIPARITE CHEZ LES HETEROPTERES

JACQUES CARAYON

Dans son acception la plus large, employée ici à dessein, le terme de «viviparité» signifie que l'embryon accomplit normalement une partie au moins de son développement dans l'organisme maternel.

Parmi les Hémiptères Hétéroptères, auxquels les considérations suivantes s'appliquent exclusivement, les phénomènes de viviparité sont plus répandus qu'on ne le pensait jusqu'à présent.

Ils se montrent assez variés, mais une étude comparative les fait apparaître surtout comme les divers degrés d'un même processus fondamental et, faute de critères distinctifs ayant une valeur réelle, on ne peut guère les ranger dans des catégories prétendues bien tranchées telles que: «ovoviviparité», «viviparité *sensu stricto*» ou «larviviparité».

Au contraire, les phénomènes de viviparité pris dans leur ensemble se distinguent nettement et significativement de la simple oviparité.

Leur existence, généralement très constante dans un groupe taxonomique tel que famille ou sous-famille, dépend d'un caractère physiologique important, qui est le niveau de l'appareil génital femelle auquel s'opère la fécondation¹. La première partie de la présente note consacrée à un examen succinct de cette question, indiquera quels sont les Hétéroptères maintenant connus comme «vivipares». Les caractères de la viviparité chez ces Insectes feront l'objet de la seconde partie.

Rapport entre la viviparité et le niveau où s'effectue la fécondation

Chez les Hétéroptères, la parthénogénèse semble extrêmement rare, si même elle existe réellement, et la reproduction est constamment bisexuée. La jonction de l'ovule et des spermatozoïdes se produit dans une partie de l'appareil génital femelle qui est toujours la même pour un groupe donné, mais se situe suivant les groupes à trois niveaux différents.

I° — Fécondation dans le voies génitales ectodermiques

Ce cas, de beaucoup le plus répandu, s'observe chez tous les Hétéroptères pourvus d'une spermathèque *fonctionnelle*: Hydrocorises, Amphibicorises et Géocorises Pentatomorphes. Parmi les Géocorises Cimicomorphes, les Réduviidés, bien que n'ayant pas de spermathèque fonctionnelle, possèdent des pseudo-spermathèques jouant un

¹ Le terme de «fécondation» sera ici exclusivement appliqué à la jonction des gamètes, tandis que le terme «insémination» désignera l'introduction de sperme dans l'organisme de la femelle.

rôle équivalent et la fécondation se produit de même au niveau des voies génitales postérieures.

Chez tous ces Hétéroptères, les œufs ne commencent jamais à se développer avant la ponte, même s'ils sont retenus un certain temps dans les oviductes.

2° — Fécondation dans les voies génitales mésodermiques (oviductes mésodermiques et pédicules des ovarioles)

Les Hétéroptères, dont la fécondation s'effectue à ce niveau, n'ont pas de spermathèque fonctionnelle ni de pseudospermathèque. Un petit nombre d'entre eux appartiennent aux Pentatomorphes; ce sont les représentants de la sous-famille des *Aneurinae* (Aradidés). La plupart se rangent dans les Cimicomorphes où ils constituent les familles suivantes: *Tingidae*, *Vianaididae*, *Miridae*, *Microphysidae* et *Nabidae*.

Dans ces groupes, le développement embryonnaire ne commence normalement pas avant la ponte, mais lorsque des œufs sont accidentellement retenus dans les oviductes, il peut arriver qu'ils s'y développent, parfois jusqu'à l'éclosion. Ainsi des larves presque complètement formées, ou même déjà en partie libérées du chorion, on été trouvées dans les voies génitales de quelques ♀♀ chez *Loricula pselaphiformis* Curt. (*Microphysidae*) (R. Poisson, 1951) et chez *Aneurus madagascariensis* Hoberl. (*Aradidae*) (observation personnelle inédite).

Ce phénomène fortuit, bien que comparable à la «viviparité par rétention» connue chez d'autres insectes, doit être, semble-t-il, rattaché à l'oviparité.

3° — Fécondation dans le vitellarium des ovaires

Chez les Hétéroptères considérés au paragraphe précédent, les spermatozoïdes s'engagent en général dans les ovarioles, mais n'y dépassent pas vers l'avant la région distale des pédicules. Ils sont en effet arrêtés par le massif cellulaire obturant postérieurement le vitellarium (zone du «*corpus luteum*») et semblent ne pas pouvoir traverser ce massif sans être résorbés.

Au contraire, dans les groupes d'Hétéroptères dont il va être question maintenant, les spermatozoïdes pénètrent dans le vitellarium où ils fécondent précocement les ovocytes. Le développement embryonnaire s'effectue en partie au moins dans les ovaires et la viviparité *sensu lato* est constante.

Les *Polycetenidae*, parasites de Chauves-souris, furent les premiers Hétéroptères reconnus comme vivipares. Leurs ♀♀ donnent directement naissance à des larves ayant déjà atteint dans l'organisme maternel un stade assez avancé.

F. W. Cragg (1920), puis d'autres auteurs, ont observé que l'œuf de *Cimex lectularius* L. commence toujours son développement dans les ovaires. J'ai pu constater que ce phénomène est très général chez les *Cimicidae* et aussi chez leurs proches parents: les *Anthocoridae*. Il se produit également chez *Ioppeicus paradoxus* Put.

Les *Plokiophilidae*, dont W. E. China (1953) a fait une sous-famille de Microphysidés, constituent à mon avis une famille autonome. Ils se subdivisent en deux groupes: d'une part les *Embiophilinae sub-fam. nov.* (genre *Embiophila* China) qui vivent sur les toiles d'Embioptères; d'autre part les *Plokiophilinae sensu stricto* (genre type *Plokiophila* China) qui habitent les toiles d'araignées. Alors que les œufs des *Embiophilinae* ne se développent pas avant d'être pondus, ceux des *Plokiophilinae*, déjà embryonnés dans les ovaires, contiennent toujours des larves I à peu près complètement formées au moment où ils sortent de l'organisme maternel².

² D'après les observations que j'ai pu faire grâce à des représentants de ce groupe, récoltés au Congo par le Prof. R. L. Usinger et appartenant à un genre inédit très voisin de *Plokiophila*.

Polyctéridés, Cimicidés, Anthocoridés et Plokiophilidés sont des *Cimicoidea* chez lesquels le sperme est injecté par les ♂♂, non pas dans les voies génitales, mais dans l'hémocœle des ♀♀, des spermatozoïdes atteignant ensuite les ovaires principalement par voie sanguine. On pourrait supposer que la viviparité a ici quelque rapport avec ce mode très particulier d'insémination, mais il n'en est rien.

En effet, chez ceux des Nabidés qui ont aussi une insémination «extra-génitale», la fécondation s'effectue néanmoins au même niveau que chez les autres représentants de la même famille et il n'y a jamais développement embryonnaire dans les ovaires.

Inversement, il existe des Hétéroptères vivipares à insémination «intra-génitale». Ce sont d'une part quelques *Anthocoridae* (*Lasiophilus* et leurs alliés), d'autre part certains *Lygaeidae* tropicaux appartenant au genre *Stilbocoris* Bergroth.

Le cas de ces derniers est intéressant à divers égards. Je l'ai étudié principalement chez *S. natalensis* (Distant) grâce à de nombreux spécimens fixés provenant d'Afrique tropicale. Plusieurs autres espèces inédites du même genre présentent des phénomènes identiques.

Chez ces *Lygaeidés*, la dissection et l'étude histologique montrent qu'une forte proportion des ♀♀ examinées ont un appareil génital occupant presque entièrement la cavité abdominale et rempli d'embryons pour la plupart déjà devenus des larves I.

Ces embryons ne sont jamais entourés d'un chorion. Leur développement doit être très rapide. En effet, chez les ♀♀ gravides, les stades intermédiaires entre l'œuf encore non segmenté, peu riche d'ailleurs en vitellus, et la larve presque formée ne s'observent qu'en petit nombre. Quant aux ♀♀ non gravides, toujours en minorité dans le matériel à ma disposition, leurs ovaires sont au contraire dans un état apparemment infantile avec des ovarioles presque filiformes.

Les *Stilbocoris* ont un ovipositeur réduit, mais une poche vaginale particulièrement vaste. Ils sont pourvus d'une spermathèque normale, dont la capsule distale, entourée de fibres musculaires, porte une épaisse calotte glandulaire manifestant une nette activité sécrétrice. Cependant, les spermatozoïdes, déposés en grande quantité dans la lumière du vagin lors de l'accouplement, ne pénètrent pas, ou ne pénètrent qu'en petit nombre dans la spermathèque, laquelle est vide chez la plupart des ♀♀ examinées. En revanche, presque tous les spermatozoïdes s'engagent rapidement dans la lumière des oviductes et des pédicules des ovarioles, où ils s'accumulent et subsistent longtemps. Certains d'entre eux parviennent jusque dans la portion antérieure du vitellarium, de sorte que la fécondation, non directement observée, est selon toute vraisemblance très précoce.

Il est remarquable que, chez ces *Lygaeidés*, les spermatozoïdes soient beaucoup plus fortement attirés vers les ovarioles que vers la spermathèque en dépit des capacités fonctionnelles que semble conserver cette dernière.

Quelques caractères de la viviparité chez les Hétéroptères

Le stade de développement normalement atteint par les embryons, ou les larves, lorsqu'ils quittent les ovaires maternels est constant dans une espèce donnée, mais peut différer notablement d'une espèce à l'autre et présente à peu près tous les degrés dans l'ensemble des Hétéroptères vivipares.

Pour nombre de *Cimicidae* et d'*Anthocoridae*, ce stade se place après l'achèvement de l'invagination au moment où la bande germinale a pris la forme d'un S.

Chez d'autres Cimicidés, tels que *Stricticimex brevispinosus* Using., le développement embryonnaire intra-ovarien va jusqu'à l'apparition des ébauches d'appendices et il parvient à des stades plus avancés encore chez divers Anthocoridés.

Parmi ces derniers, *Physopleurella personi* Carayon, dont les ♀♀ donnent directement naissance à des larves au premier stade³, constitue un cas extrême comparable à celui des Polyténidés et des Lygæidés vivipares.

Cependant, d'autres espèces de *Physopleurella*, très voisines de la précédente, pondent des œufs contenant seulement un embryon à l'état de bande germinale encore non segmentée. Lorsqu'il en est ainsi, les œufs présentent toujours un chorion et d'abondantes réserves vitellines. Au contraire, chez les Hétéroptères où le développement embryonnaire s'achève dans l'organisme maternel, le chorion ne se forme généralement pas et la vitellogenèse, si même elle débute dans les ovocytes, s'arrête plus ou moins précocement. L'embryon en croissance se nourrit donc, non pas de vitellus préalablement accumulé dans l'œuf, mais de substances immédiatement fournies par l'organisme maternel.

H. R. Hagan, dans ses publications sur la viviparité chez les Insectes⁴, semble avoir admis que cet apport trophique — phénomène physiologique — s'effectue obligatoirement par l'intermédiaire de différenciations morphologiques et structurales telles que les «pseudoplascentas». Aussi a-t-il basé sur l'absence ou la présence de ces formations le critère permettant de séparer ovoviviparité et viviparité.

Selon Hagan, le pseudoplascenta est constitué chez les Polyténidés par les «pleuropodes» qui assumeraient ainsi une fonction bien différente de celle qu'on leur connaît chez les autres Insectes. L'étude comparative du développement embryonnaire tant chez des Polyténidés (*Hesperoctenes*, *Eoctenes*) que chez des Anthocoridés et des Lygæidés vivipares, où s'observent des faits très analogues, m'a conduit à l'opinion qu'une telle hypothèse n'est nullement fondée.

Hormis leurs dimensions parfois plus importantes, les pleuropodes des Hétéroptères vivipares ne diffèrent pas quant à leur structure de ceux des Hétéroptères ovipares. Ce sont de toute évidence des organes glandulaires exocrines dont l'activité, intense mais brève, produit une couche de sécrétion irrégulière et anhiste (la prétendue «membrane pleuropodiale» de Hagan) entourant l'embryon.

Les caractères histologiques, l'apparition tardive au cours du développement embryonnaire et l'évolution ontogénique des pleuropodes chez les Hétéroptères vivipares ne plaident pas du tout en faveur d'une fonction trophique de ces organes mais incitent à voir en eux la source de substances facilitant la naissance des larves. Ceci est conforme à l'opinion aujourd'hui généralement admise — et dans un cas au moins expérimentalement vérifiée — sur le rôle des pleuropodes chez les Insectes en général.

Les Hétéroptères actuellement connus comme vivipares ne possèdent ni pseudoplascentas ni formations analogues. Leurs embryons n'en sont pas moins nourris dans les ovarioles maternels de telle façon qu'ils se développent d'ordinaire très rapidement jusqu'au premier stade larvaire. Sans doute utilisent-ils directement les substances trophiques diffusant à travers les parois folliculaires. Ces substances pénètrent dans l'œuf de la même façon que chez les espèces ovipares, mais, au lieu de s'y accumuler sous forme de vitellus, elles sont aussitôt absorbées par l'embryon.

³ Cf. J. Carayon, 1956. Bull. Muséum Nat. Hist. nat., 2e sér., XXVIII (I), pp. 102—110.

⁴ Cf. notamment: 1931. Jour. Morph. Physiol., 51 (I), pp. 1—92 et «Embryology of the viviparous Insects». Un Vol., 472 p., Ronald Press edit., New York, 1951.

DIE ENTWICKLUNG DER SPERMAÜBERTRAGUNG DER ODONATEN

PER BRINCK

Bei den Odonaten geschieht die Überführung des Spermas bekanntlich durch Paarung. Aber diese Paarung wird in einer Weise durchgeführt, die in keiner anderen Insektenordnung vorkommt.

Bei den Weibchen findet sich ein durchaus normaler Bau der Geschlechtsorgane. Die Genitalgänge öffnen sich durch einen ektodermalen Abschnitt im hinteren Teil des 11. postcephalen Segmentes. Die früh entwickelten, mesodermalen, paarigen Ovidukten endigen aber im mittleren oder hinteren Teil des 10. Segmentes, und die Verhältnisse zwischen den segmentalen Nerven und den Geschlechtsgängen zeigen, daß die endgültige Genitalöffnung des Weibchens durch eine sekundäre Dislokation zustande gekommen ist. Zum Geschlechtsapparat gehört auch der Ovipositor, der je nach Gattung verschieden modifiziert ist. Ein archaischer Ovipositor findet sich bei endophytisch eierlegenden Formen und besteht hier aus drei Paaren von Gonapophysen, von denen die vorderen dem 11. postcephalen Segment zugehören, während die mittleren und hinteren (sogenannten lateralen) Gonapophysen vom 12. Segment aus entstehen. Prinzipiell stimmen also die weiblichen Geschlechtsorgane mit denen der anderen primitiven echten Insektengruppen wohl überein.

Bei den Männchen sind die inneren Geschlechtsorgane zwar desselben Types wie bei den übrigen primitiven Pterygoten, aber die äußeren Genitalien sind weitgehend modifiziert. Die embryonal ausgebildeten, mesodermalen vasa deferentia endigen am Hinterrand des 12. Sternums und werden von einem ektodermalen Endteil abgeschlossen. Der Verlauf der segmentalen Nerven und die Lage der Genitalgänge zeigen, daß eine Dislokation vorwärts geschehen ist, so daß die ursprünglich wohl im 13. Segment liegende Geschlechtsöffnung jetzt zum 12. postcephalen Segment umgelagert ist. Prinzipiell liegt also eine große Übereinstimmung mit den Verhältnissen anderer primitiver Pterygoten auch bei den Männchen vor.

Die äußeren Teile des ursprünglichen männlichen Geschlechtsorganes des 12. Segmentes sind aber sehr stark reduziert. Ein Aedeagus fehlt und die einfache Genitalöffnung wird von zwei kleinen Valven, die als ektodermale Auswucherungen des 12. Segmentes angelegt werden, bedeckt. Ein spermaüberführendes Organ fehlt also am 12. postcephalen Segment. So ein Organ findet sich aber an den 5. und 6. postcephalen, also den 3. und 4. abdominalen, Segmenten. Es ist ein kompliziertes Organ, das in einer Kavität liegt: verschiedene paarige Haken und Laminae umgeben eine mediane, unpaarige Bildung, der sog. Prophallus. Die verschiedenen Sklerite sind einer großen morphologischen Variation unterworfen.

Dieses männliche Organ ist endemisch unter den Insekten, und kann mit keinem anderen homologisiert werden. Es entsteht sehr spät in der Entwicklung der Nymphen und wird als unpaarige mediane Zellgruppen der 5. und 6. Sterna angelegt. Die Bilateralsymmetrie wird erst durch spät einsetzende Differentiation erreicht.

Bei der Kopulation ergreift das Männchen mit seinen terminalen Anhängen das Weibchen am Kopf oder an der Vorderbrust. Sie biegt das Abdomen, so daß die Spitze gegen das akzessorische männliche Organ gepreßt wird. Schon vorher hat das Männchen das Sperma in Spermatophoren in die vesicula seminalis des Organs deponiert, und bei der Anlegung des weiblichen Organs wird das Sperma durch den Prophallus überführt. Dies geschieht am meisten im Fluge.

Wie schon von Tillyard und Fraser hervorgehoben, ist die Evolution des akzessorischen männlichen Organs ein Mysterium. In den letzten Jahren wurde das Problem aber verschiedenerweise behandelt.

Fraser veröffentlichte 1939 einen Versuch zur Erklärung sowohl der Entstehung des Organs wie der Entwicklung des aberranten Kopulationsvorganges. Er nimmt an, daß die terminalen Genitalien der beiden Geschlechter ursprünglich funktionierten und daß die Spermaüberführung durch Kopulation in einfacher Superposition gezeitigt wurde. Dabei soll es mehrfach geschehen sein, daß das Weibchen, als es nach den männlichen Genitalien tastete, seine Abdominalspitze an den vorderen männlichen Abdominalsterniten plazierte. Da das Männchen auf die Gewohnheit gekommen sei, durch Reibung des Aedeagus am 5. Sternum das Sperma da zu deponieren, entstand somit eine neue Möglichkeit zur Überführung der Spermatophoren. Durch die kombinierte Wirkung der Genitalien der beiden Geschlechter in der genannten Region wurde dann die Vertiefung, wo sich das akzessorische männliche Organ später entwickelt hat, ausgebildet. Gleichzeitig sollen sich das Verankern des Männchens am Kopf oder an der Vorderbrust des Weibchens und die darauf folgenden Stellungen (Paarungskette und Paarungsrade) aus der Superposition durch einen komplizierten Stellungswechsel entwickelt haben.

In einer vor kurzem herausgegebenen Arbeit (1960) meint Moore, daß das Rätsel sich nur ethologisch angreifen läßt. Er nimmt an, daß die weiblichen Odonaten ursprünglich so raubgierig waren, daß sie die Männchen, wenn möglich, verzehrten. Bei der Paarung wurde dies von den Männchen durch ein Spiel erledigt, wobei die Weibchen in ein kataleptisches Stadium gerieten. Die aus der terminalen Geschlechtsöffnung hervortretenden Spermatophoren wurden dann vom Männchen in die weibliche Geschlechtsöffnung gebracht. Moore meint, daß wegen der Inaktivität des Weibchens die vorderen Teile des männlichen Abdomens bei dem Einpressen der Spermatophoren ins Weibchen mitwirkten. Dadurch entwickelte sich später aus diesen Teilen das heutige akzessorische Paarungsorgan, während die primären Paarungsbewegungen zur Übertragung der Spermatophoren in dieses Organ begrenzt wurden. Als die Paarung vollendet war, soll das Männchen seinen Körper nach hinten gestreckt haben, so daß das Weibchen die Hinterleibspitze greifen konnte, aber es wurde dabei selbst am Kopf von den männlichen Terminalanhängen gefaßt. Nach der Paarung entstand also die Paarungskette, um das Wegfliegen des Weibchens zu ermöglichen. Es wäre natürlich biologisch wenig geeignet, es auf dem Rücken kataleptisch liegen zu lassen, nachdem die Paarung vorüber war. Wenn das Weibchen in der Paarungskette sich wieder paaren wollte, war das terminale männliche Organ wegen der Stellung unzugänglich und die Überführung von weiteren Spermatophoren konnte nur von den vorderen männlichen Abdominalsegmenten geschehen. Dadurch, daß die Weibchen so eine zweite Kopulation durchführen wollten, entwickelte sich das Paarungsrade.

Es unterliegt gar keinem Zweifel, daß diese beiden Theorien viele interessante Einzelheiten enthalten. Ich finde es aber fraglich, ob man die Entwicklung der Kopulation der Odonaten isoliert von den übrigen primitiven Insekten erklären kann. Die äußeren Geschlechtsorgane der echten Insekten sind ja mit Rücksicht auf Ursprung und Bau sehr einheitlich, obwohl große Modifikationen unter vielen Gruppen sekundär vorkommen. Auch mit Rücksicht auf die Spermaüberführung findet sich hier eine Entwicklungsreihe und das Beste wäre wohl, für die Odonaten den richtigen Platz in dieser Reihe zu finden.

Die obengenannten Verfasser setzen beide voraus, daß bei den Odonaten ursprünglich eine direkte Überführung des Spermas vorhanden war. Der primäre Aedeagus des 9. abdominalen Segmentes soll dabei fungiert haben, wurde dann aber zurückgebildet. Dadurch wurde die sexuelle Aktivität auf ein vorderes abdominales Segment überführt und hier entwickelte sich das neue Organ.

An und für sich ist eine Reduktion des primären Kopulationsorganes keine Merkwürdigkeit. So etwas kommt ja in verschiedenen pterygoten Ordnungen vor. Aber

wenn es in Gruppen geschehen ist, wo eine innere Paarung schon früher vorhanden war, wurde die Überführung des Spermas durch verschiedene Modifikationen der Skleriten in der Umgebung des Organes gesichert. Es ist selbstverständlich, daß der positive Selektionswert für jede solche mutative Veränderung sehr hoch ist. Unter den Insekten finden sich ja eben im Genitalgebiet viele solche Spezialisierungen. In der Tat ist ein primärer Aedeagus für die direkte Überführung des Spermas überhaupt nicht nötig, vorausgesetzt, daß andere Strukturen oder die Paarungsstellung einen Verlust von Sperma verhindern. Unter den Ephemeropteren ist der Aedeagus bei den Baetiden reduziert, aber die feste Fixierung der Partner während der Kopulation macht eine sichere Überführung des Spermas möglich.

Die geflügelten Insekten, die Pterygoten, stammen unzweifelhaft von ungeflügelten, thysanuroiden Typen ab. Die Übereinstimmung zwischen den Thysanuren und den rezenten primitiven Pterygotengruppen ist in der Tat sehr groß, besonders mit Rücksicht auf Entwicklung und Bau der Geschlechtsorgane.

Bei den Thysanuren findet sich ein wohlausgebildeter Aedeagus, völlig mit dem der pterygoten Insekten übereinstimmend. Aber dieser Aedeagus wird nicht für eine direkte Überführung des Spermas verwendet. Wir wissen, daß mit ihm Spermatophoren verschiedenerweise abgesetzt werden. Diese Spermatophoren werden dann vom Weibchen aufgenommen.

Da so eine Absetzung von Spermatophoren bei sämtlichen ungeflügelten Hexapodengruppen — so weit bekannt — vorkommt, dürfte es berechtigt sein anzunehmen, daß auch die unmittelbaren Vorfahren der geflügelten Gruppen sich in derselben Weise fortgepflanzt haben. Als die Protopterygoten Flügel entwickelt hatten, die Dichtheit der Populationen abgenommen hatte und die Tiere einen großen Teil des Lebens in der Luft verbrachten, war ein besserer Kontakt zwischen Männchen und Weibchen nötig, um die Überführung des Spermas zu sichern. Dies konnte auf drei Arten zustande kommen:

1. Die Absetzung von Spermatophoren auf den Boden hörte auf, und anstatt dessen wurden sie am männlichen Körper befestigt. Schon unter den machiliden Thysanura haben wir das Stadium erreicht, wo das Männchen nicht mehr den Boden für die Absetzung benutzt, sondern einen von ihm selbst gesponnenen Faden, der nahe an seiner Geschlechtsöffnung befestigt ist.
2. Die Absetzung der Spermatophoren auf den Boden hörte auf, und anstatt dessen wurden sie vom Männchen am weiblichen Körper befestigt.
3. Keine freien Spermatophoren wurden abgesetzt, sondern ein direkter Kontakt zwischen den weiblichen und männlichen Geschlechtsorganen wurde etabliert, so daß die Spermatophoren dort unmittelbar überliefert werden konnten. Dies ist in der Tat eine Weiterentwicklung der zweiten Möglichkeit und wird wohl in jedem Fall entstehen, wegen des hohen Selektionswertes.

Vorausgesetzt, daß die Vorfahren der Odonaten ebenso wie andere primitive Insekten Spermatophoren absetzten, läßt es sich leicht akzeptieren, daß diese mit Hilfe des Aedeagus auf den eigenen Körper plazierte wurden. Der Teil des männlichen Körpers, der wohl für diesen Zweck am leichtesten zugänglich ist, sind die vordersten abdominalen Sterniten. Wenn es so begonnen ist, versteht man, daß jede mutative Veränderung, die das Festhalten der Spermatophoren auf diesem Segment förderte, einen sehr hohen Selektionswert hatte. Dieser Meinung nach wäre also das akzessorische Kopulationsorgan ursprünglich ein modifizierter Behälter für die Spermatophoren, ehe sie vom Weibchen übernommen wurden.

Unter den fliegenden Formen ist körperlicher Kontakt nötig, um die Spermaüberführung sicher zu machen. Bei den Vorfahren der Odonaten ist er vielleicht dadurch

zustandegekommen, daß das Männchen mit den Füßen den Prothorax des Weibchens so ergriff, daß es seinen Hinterleib aufbog und der Spermabehälter entleerte. Aber es ist wohl nicht unmöglich, daß die terminalen Hinterleibsanhänge des Männchens schon sehr früh als Greiforgane modifiziert wurden, so daß die Weibchen damit am Nacken oder Thorax ergriffen werden konnten, nachdem sie von den Männchen mit den Füßen gefangen worden waren. Die Reaktion des Weibchens für die Aufnahme des Spermas vom akzessorischen Kopulationsorgan ist ja dieselbe wie die Abwehrreaktion, wenn es gegriffen wird, also eine Umbiegung des Abdomens nach vorwärts und nach oben.

Die Ausbildung von Greiforganen bei den Männchen, um die Weibchen festzuhalten und damit die Überführung des Spermas zu sichern, taucht übrigens sehr früh unter den Hexapoden auf: schon bei den sminthuriden Collembolen kommen Greifantennen vor, die demselben Zweck dienen.

Die aus vielen Gesichtspunkten primitivsten der jetzt lebenden Pterygoten sind die Ephemeropteren und die Odonaten. In beiden Gruppen wird die Kopulation normalerweise in der Luft durchgeführt, unter Bildung eines Paarungsrads, d. h. die Tiere sind aneinander vorn und hinten befestigt. Unter den Ephemeropteren werden die primären männlichen und weiblichen Genitalorgane aneinander gepreßt, so daß die Spermatophoren an die weibliche Genitalöffnung abgegeben werden können (oder eben bei einigen avancierten Gattungen in eine Kopulationstasche deponiert werden können), aber bei den Odonaten — wie schon meiner Meinung nach bei deren Vorfahren — kommen die primären Genitalorgane nie miteinander in Kontakt. Die Ephemeropteren und die Odonaten haben also verschiedene Wege betreten bei der Realisierung der direkten Spermaüberführung.

L I T E R A T U R

BRINCK, P. 1958. Parningens uppkomst och betydelse hos insekter och närstående djurgrupper. Ent. Tidskr. 78: 246—264, 8 Fig. Stockholm. — FRASER, F. C., 1939. The evolution of the copulatory process in the Order Odonata. Proc. R. Ent. Soc. London (A), 14: 125—129. — MOORE, N. W., 1960. In Ph. S. Corbet, C. Longfield and N. W. Moore: Dragonflies. 260 S. Ill. London.

D I S K U S S I O N

J. CARAYON: Comme le Dr. Brinck, je ne crois guère vraisemblable l'hypothèse de Fraser d'après laquelle le singulier appareil copulateur ♂ des Libellules se serait différencié à la suite d'habitudes d'onanisme. Mais il existe d'autres Insectes, dont les modes d'accouplement et les pièces copulatrices bizarres semblent bien être la conséquence d'aberrations sexuelles initiales. Ce sont certains Hémiptères *Cimicoidea* où l'insémination est «extra-génitale». Les ♂♂ injectent le sperme dans l'abdomen des ♀♀ après avoir perforé le tégument de celles-ci en des endroits qui varient suivant les espèces. Dans ces endroits, le tégument est tantôt indifférencié, tantôt plus ou moins fortement modifié avant tout accouplement et cela au point de constituer parfois des organes copulateurs complexes, entièrement néoformés et indépendants de l'appareil génital proprement dit. Il est remarquable que de tels organes, le plus souvent propres aux ♀♀, existent également chez les ♂♂ de quelques *Cimicidae*, qui ont l'habitude de s'accoupler entre eux de la même façon qu'ils s'accouplent avec les ♀♀. L'étude comparative de ces phénomènes et des différenciations structurales qui les accompagnent conduit à penser qu'ils ont pour origine des aberrations du comportement sexuel des ♂♂.

INTERSEXUALITÉ EXPÉRIMENTALE CHEZ CARAUSIUS MOROSUS (Phasmidae)

J. BERGERARD

Laboratoire de Zoologie
Faculté des Sciences de Paris, Centre d'Orsay, Orsay (S-et-O)

Le Phasme *Carausius morosus* se reproduit, dans les élevages de Laboratoire, uniquement par parthénogenèse thélytoque. Il n'existe donc normalement que des femelles. Cependant, il peut apparaître accidentellement quelques rares mâles, qui ont permis une description des caractères sexuels, et même de la spermatogenèse (Pehani, 1925). Le mécanisme de cette production spontanée de mâles, dans les élevages, n'est pas connu. Des essais d'explication ont été fournis par J. Rostand, 1924 (rôle de substances de déchets introduites dans la nourriture des parents), Cappe de Baillon, 1931 (rôle de facteurs héréditaires dans certaines souches) et Toumanoff, 1938 (essai de production par action des Rayons X). L'accord ne semble guère possible entre les interprétations des différents auteurs, ce que marque très nettement le fait que les uns qualifient le phénomène de Gynandromorphisme, les autres d'Intersexualité.

Des expériences préliminaires (Bergerard, 1958) m'avaient montré que l'on peut obtenir une masculinisation extrêmement importante des animaux en incubant les œufs à haute température (30°C) pendant le début de la vie embryonnaire, le reste du développement se faisant à 23°, que nous avons adopté comme température standard de tout l'élevage. Des expériences plus précises (Bergerard, 1961) montrent qu'un traitement à 30°, pendant les 25 premiers jours de la vie embryonnaire (premier tiers), fournit une majorité de véritables mâles, les autres individus produits étant des femelles très masculinisées. Par contre, un traitement de même durée, portant sur le deuxième tiers de la vie embryonnaire ne donne qu'une masculinisation très faible; et le troisième tiers du développement, précédant immédiatement l'éclosion, est insensible à l'action de la température. Il existe donc une période sensible assez bien délimitée. D'autres expériences, où le séjour à 30° a été d'une durée plus courte, donnent, soit une faible intersexualité (traitement entre 0 et 7 jours à partir de la ponte), soit une très forte intersexualité (traitements entre 0 et 15, ou entre 15 et 30 jours après la ponte). Il est difficile de préciser, à l'aide des expériences réalisées, si les différentes fractions de la période sensible ont des actions différentielles sur tel ou tel caractère, mais il est certain qu'il existe une relation étroite entre la durée du traitement, à l'intérieur de cette période, et le degré de masculinisation des animaux adultes obtenus.

Le procédé expérimental utilisé m'a donc permis d'obtenir toute une gamme d'intersexués, présentant des mélanges divers des caractères des deux sexes. Voyons rapidement l'ensemble du dimorphisme sexuel chez *Carausius*. On peut distinguer, comme chez tous les animaux, différents types de caractères. Ce sont d'abord les caractères sexuels secondaires: le mâle adulte est beaucoup plus petit que la femelle, ses antennes sont relativement plus longues, sa cuticule est lisse et d'aspect cireux, au lieu d'être finement granulée, enfin il existe une tache rouge sur les sternites méso- et métathoraciques, qui manque chez la femelle. Les deux sexes diffèrent ensuite par l'existence de caractères sexuels primaires, que l'on peut séparer en deux catégories: externes et internes. Les pièces génitales externes sont constituées, chez la femelle, par une plaque sous-génitale (8ème sternite), qui recouvre les valves de l'oviscapte, l'orifice femelle étant situé morphologiquement entre le 8ème et le 9ème sternites. Chez le mâle, la plaque sous-génitale, de forme très différente, qui recouvre le sac des pièces copulatrices, est fournie par le 9ème sternite; l'orifice mâle est situé entre les 9ème et 10ème sternites. Les caractères sexuels primaires internes sont essentiellement constitués par les canaux

génitaux, qui ne sont pas non plus homologues dans les deux sexes, du moins pour toute leur région postérieure. Chez la femelle, les deux oviductes issus des ovaires viennent se jeter dans un oviducte commun, surmonté dorsalement d'une poche copulatrice, dans laquelle viennent déboucher deux glandes annexes tubulaires. Chez le mâle, les spermiductes très fins viennent déboucher au milieu d'une rosette d'une vingtaine de glandes annexes, en tubes de différentes tailles, dont certaines jouent le rôle de vésicules séminales. Nous retrouverons le fait que les caractères sexuels primaires, tant externes qu'internes, dérivent d'ébauches non homologues dans les deux sexes, quand nous serons amenés à décrire les intersexués. Enfin, naturellement, les deux sexes diffèrent par le caractère même de la gonade.

Le fait saillant qui résulte de l'étude des intersexués est que les différents caractères énumérés semblent être touchés successivement par la masculinisation. Ainsi, on peut rencontrer des animaux, dont seuls certains caractères sexuels secondaires sont masculinisés, avec plus ou moins d'intensité; mais les individus présentant, même des traces, d'intersexualité dans la disposition de leurs pièces génitales externes (atrophie des valves de l'oviscapte et de la plaque sous-génitale femelle) offrent tous des caractères sexuels secondaires, particulièrement ceux du thorax, profondément masculinisés. De même, alors que les caractères portant sur les canaux génitaux semblent se modifier à peu près avec la même intensité que ceux des pièces génitales externes, les gonades restent toujours des ovaires typiques, tant que toute trace de canaux femelles n'a pas disparu. Ce caractère progressif de la masculinisation, abordant toujours les différents caractères sexuels dans le même ordre, est encore rendu plus manifeste par le fait qu'un traitement très limité (7 jours) n'influe guère que sur les caractères sexuels secondaires, alors qu'un traitement double (15 jours) donne des intersexués présentant des caractères sexuels secondaires très masculinisés, et une apparition très importante des caractères primaires mâles, accompagnée d'une réduction corrélative des canaux et pièces génitales femelles. Nous avons déjà dit qu'un traitement de 25 jours fournit de véritables mâles. Tout se passe donc comme si les différents caractères présentaient un seuil différentiel de réactivité.

Un autre caractère important des intersexués découle de la non homologie des ébauches fournissant les canaux et les pièces génitales externes dans les deux sexes. Il en résulte que les intersexués peuvent présenter à la fois les deux types de formations, mâle et femelle. Ce fait est particulièrement visible quand il s'agit des canaux. En effet, la plupart des animaux obtenus, après 15 jours de traitement, présentent des oviductes reliant les ovaires à l'oviducte commun (poche copulatrice et glandes annexes femelles étant plus ou moins développées ou même absentes), mais aussi des spermiductes, rattachés antérieurement aux oviductes pairs, et allant déboucher au niveau d'une rosette de glandes annexes mâles plus ou moins développées. On retrouve des faits analogues, de double présence, dans les pièces génitales externes.

Dans le but d'éclairer le mécanisme intime de la masculinisation, je me suis attaché à suivre au cours du développement embryonnaire la différenciation des canaux génitaux, chez des animaux non traités et traités. Chez les embryons non traités (différenciation femelle), il existe une ébauche mâle de canaux très discrète, fournie par les sacs coelomiques 10 et 9 (Wiesmann, 1925). Cette ébauche entre en dégénérescence, manifestée par l'existence de nombreuses pycnoses dans cette région, vers le 37ème jour du développement embryonnaire. A ce moment, la fermeture dorsale de l'embryon a commencé à se faire, et elle intéresse à peu près la moitié postérieure de l'abdomen. Si l'on fait au contraire des coupes dans des embryons, ayant passé les 25 premiers jours de leur développement à 30°, à un âge correspondant ou plus avancé, on constate le développement progressif de l'ébauche de spermiducte, terminée postérieurement, au contact de l'ectoderme par une ampoule (sac coelomique 10). Au contact de cette ampoule,

il se produit une invagination de l'ectoderme, ébauche de la partie ectodermique des voies génitales. Par contre, chez ces animaux, les canaux génitaux ne viennent jamais se réunir sur la face ventrale, à la limite entre les 7ème et 8ème sternites (formation des voies génitales femelles). D'après cette étude du développement embryonnaire des canaux génitaux, il y a donc un bon accord entre la longueur de la période sensible à la température, déterminée expérimentalement, et le moment où, dans la différenciation normale de la femelle, l'ébauche mâle disparaît définitivement. Tout se passe comme si la température intervenait directement, ou indirectement, pour maintenir une ébauche et provoquer sa différenciation. A partir du moment où cette ébauche a commencé sa dégénérescence, on comprend qu'il n'y ait plus d'action possible de la température.

Le travail actuellement réalisé ne nous permet cependant pas de tenter une explication globale du phénomène. Si, en effet, il y a accord entre la durée de la période sensible à la température et les faits de différenciation des canaux génitaux, il n'en est pas de même à propos des autres caractères sexuels, qui sont eux aussi modifiés par un traitement à haute température. Sans doute, peut-on penser, vu la proximité des ébauches et la marche relativement parallèle de la masculinisation, à des phénomènes d'induction, s'exerçant entre les ébauches mésodermiques des canaux (mâles ou femelles) et les ébauches ectodermiques. Mais les faits sont probablement plus complexes, pour ce qui est des gonades ou des caractères sexuels secondaires. La différenciation de la gonade, chez les Phasmides, est relativement précoce, mais son départ est toujours très difficile à situer; en tout cas, les ovarioles sont bien constitués, chez la femelle, dès avant l'éclosion. Au contraire, les caractères sexuels secondaires ne deviennent visibles que très tardivement, dans la deuxième moitié de la vie larvaire, et même certains uniquement chez l'adulte (tache rouge des sternites thoraciques). Cependant un traitement à 30° n'est actif que s'il est fait dans le premier tiers de la vie embryonnaire; de plus, si ce traitement est limité, il n'agira finalement que sur la manifestation des seuls caractères secondaires. Il faudrait donc distinguer, au moins pour ces derniers, très nettement entre période de détermination et période de différenciation.

Ceci ne résoud naturellement pas le problème du déterminisme des caractères sexuels, et particulièrement des caractères sexuels secondaires, chez *Carausius*, mais montre qu'il s'agit, très probablement, de mécanismes qui jouent très tôt au cours de l'embryologie de l'animal.

BIBLIOGRAPHIE

- BERGERARD, J., 1958. *C. R. Acad. Sci.*, 246, 1930—33. — BERGERARD, J., 1961. *Bull. Biol. Fr. Belg.* 95, 273—300. — CAPPE DE BAILLON, P., 1931. La descendance des Monstres doubles de Phasmides. *Encyclopédie entomol.*, 14, Lechevalier, Paris, 301 p. — LEUZINGER, H., WIESMANN, R. et LEHMANN, F. E., 1925. Zur Kenntnis der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabheuschrecke *Carausius morosus*. Gustav Fischer, Jena. — PEHANI, H., 1925. *Ztschr. wiss. Zool.*, 125, 167—248. — ROSTAND, J., 1924. *C. R. Soc. Biol.*, 91, p. 448. — TOUMANOFF, C., 1938. *Trav. St. Zool. Wimereux*, Vol. Jub. dédié à M. Caullery, 13, 665—689.

DISCUSSION

POSSOMPÉS: Quand l'intersexualité atteint une certaine intensité, les mues subies par l'individu se réduisent-elles au nombre caractéristique du mâle?

Réponse: Le nombre des mues des individus issus d'oeufs traités n'a pas été suivi; mais la taille des intersexués forts étant très voisine de celle du mâle et très inférieure à celle des femelles il est assez probable que ces individus aient fait comme les mâles une mue de moins que les femelles.

STIMULATION DE L'OVOGÉNÈSE DE DIADROMUS PULCHELLUS WSM. PROVOQUÉE PAR LA PRÉSENCE DES COCONS DE SON HÔTE ACROLEPIA ASSECTELLA Z.

V. LABEYRIE, Tours (France)

Les études concernant l'évolution de l'ovogénèse au cours de la vie d'un insecte sont rares. Les travaux classiques de Joly (1945) sur l'ovogénèse des Dysticidés concernent des insectes dont le cycle ovarien est pratiquement constant au cours de la vie imaginale et indépendant des influences directes du milieu extérieur.

Tel me semble pas le cas de nombreux insectes.

Wigglesworth (1960) passe en revue les insectes chez lesquels l'alimentation modifie le rythme ovarien par l'intermédiaire du complexe hormonal.

Des influences inhibitrices ont aussi été signalées. Ainsi Engelmann (1957) constate que l'accumulation d'œufs dans l'utérus de *Leucophaea maderae* Fab. provoque l'arrêt du développement des ovocytes suivants; l'activité ne redevenant normale qu'après l'expulsion des œufs ayant achevé leur développement embryonnaire. Roth et Stay (1959) constatent de leur côté que le développement ovarien est inhibé chez *Blatella germanica* L. et *Pycnoscelus surinamensis* L., par la présence d'oothèques dans les voies génitales.

En insistant sur l'importance de l'oosorption et en notant l'apparition consécutive de la «phasic castration», Flanders (1942) semble envisager qu'une influence inhibitrice du même ordre provoque l'intervention des centres nerveux dans la modification du rythme d'activité des glandes à sécrétion interne.

Par contre Detinova (1933) estime que le rythme d'activité des corpora allata d'*Anopheles maculipennis* peut non seulement être inhibé par l'intervention du système nerveux central, mais que ce dernier peut jouer aussi un rôle stimulateur. Gillet (1957) envisage une action du même ordre chez *Aedes aegypti*.

L'*Ichneumonidae* solitaire, *Diadromus pulchellus* WSM. permet d'étudier une éventuelle action stimulatrice de l'hôte sur l'ovogénèse. En effet cet insecte, qui pond dans les chrysalides de son hôte *Acrolepia assectella*, présente de très importantes modifications de l'activité reproductrice suivant le rythme de présence des hôtes (Labeyrie 1960 a).

Le retard dans l'introduction du premier hôte se traduit par une translation de la courbe reproductrice: l'activité ovarienne paraît ainsi gouvernée par la présence d'hôtes. Par contre la présence irrégulière des hôtes, tous les deux jours, tous les trois jours ou tous les quatre jours, entraîne une réduction considérable de la fécondité, qui tombe ainsi de 78 œufs en moyenne pour l'ensemble de la vie des femelles pourvues en hôtes tous les jours, à 28 œufs pour les femelles pourvues en hôtes tous les deux jours, à 14 œufs pour les femelles pourvues en hôtes tous les 4 jours.

L'examen parallèle des ovaires des femelles de 6 jours, ayant eu ou non des hôtes jusque là, permet de constater que l'absence d'hôtes au début de la vie imaginale n'a pas entraîné une accumulation d'œufs mûrs dans les gaines ovariennes (*D. pulchellus* ne possède pas d'oviductes différenciés permettant de stocker des œufs mûrs), mais au contraire a entraîné une diminution significative du nombre d'œufs mûrs. Le nombre total d'éléments différenciés dans les gaines ovariennes est inchangé mais par contre le nombre d'ovocytes en cours de vitellogénèse est significativement plus faible.

Ces modifications ne sont pas dues à une éventuelle alimentation sur l'hôte car, contrairement à ce que Lloyd (1940) a observé sur une espèce voisine *D. collaris*, cet entomophage n'effectue pas de piqûres nutritives sur les chrysalides de l'hôte.

L'ablation des antennes ne modifie pas la longévité des femelles, l'alimentation est normale, mais par contre ces dernières sont incapables de découvrir leurs hôtes et, en contact avec ceux-ci, elles les délaissent sans manifester le moindre intérêt. Les ovaires des femelles de 6 jours privées d'antennes sont identiques en tous points à ceux des femelles normales de 6 jours mais privées d'hôtes depuis la naissance. La stimulation de l'activité ovarienne, particulièrement de la formation du vitellus paraît donc provoquée par des perceptions sensorielles enregistrées par les antennes.

Action stimulatrice des cocons vides

Afin de préciser cette stimulation nous avons utilisé une particularité du comportement de cet insecte. *D. pulchellus* ne pond que dans les chrysalides de son hôte; mais un cocon vide, dans lequel il est incapable de déposer ses œufs, est pour lui très attractif.

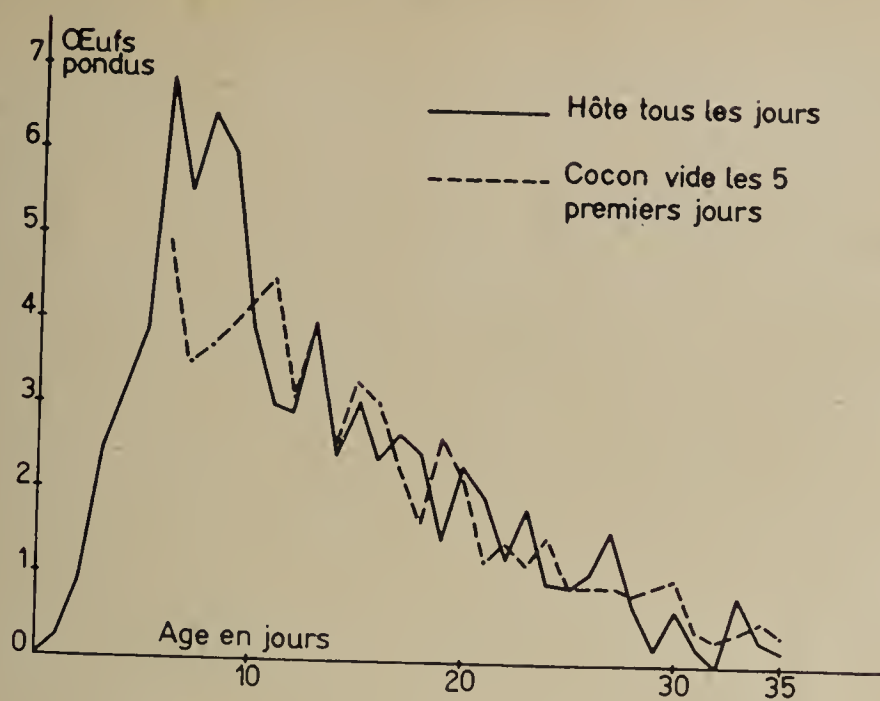


Fig. 1.

Il le parcourt en tous sens, introduit son abdomen à l'intérieur et ne le retire qu'après avoir essayé en vain d'atteindre une hypothétique chrysalide.

Partant de cette donnée, nous avons examiné les modifications éventuelles provoquées par des cocons vides pendant les périodes d'absence des hôtes normaux.

I. Avant la première émission d'œufs

Un cocon sécrété depuis moins de 24 heures et vidé de sa chrysalide était mis pendant chacun des 5 premiers jours dans l'enceinte d'élevage de chaque couple (Labeyrie — 1960b). Chaque matin les cocons étaient remplacés par des cocons frais. Les hôtes normaux étaient introduits le sixième jour.

Les comparaisons ont porté pour les femelles mises en présence de cocons vides sur l'état des ovaires au début du sixième jour et sur l'évolution de la fécondité après l'introduction des hôtes normaux, avec les femelles ayant eu des hôtes dès le premier jour (D1), et avec celles n'ayant rien eu pendant les 5 premiers jours (D2).

Les dissections ont porté sur :

21 femelles avec cocons,

20 femelles sans hôtes et 20 femelles avec hôtes.

Les fécondités ont été suivies sur 21 femelles avec cocons, 18 femelles sans hôtes et 13 femelles avec hôtes.

Nombre total d'éléments différenciés dans les ovaires

D1 = 4,98 (t = 1,2) D2 = 6,69 (t = 2,08)

Nombre d'œufs pondus ou en voie de résorption

D1 = -3,77 (t = 3,5) D2 = 1,13 (t = 3,6)

Nombre d'œufs mûrs

D1 = 1,49 (t = 3,03) D2 = 1,24 (t = 3,9)

Nombre d'ovocytes en cours de vitellogénèse

D1 = -0,55 (t = 1,23) D2 = 1,01 (t = 3,2)

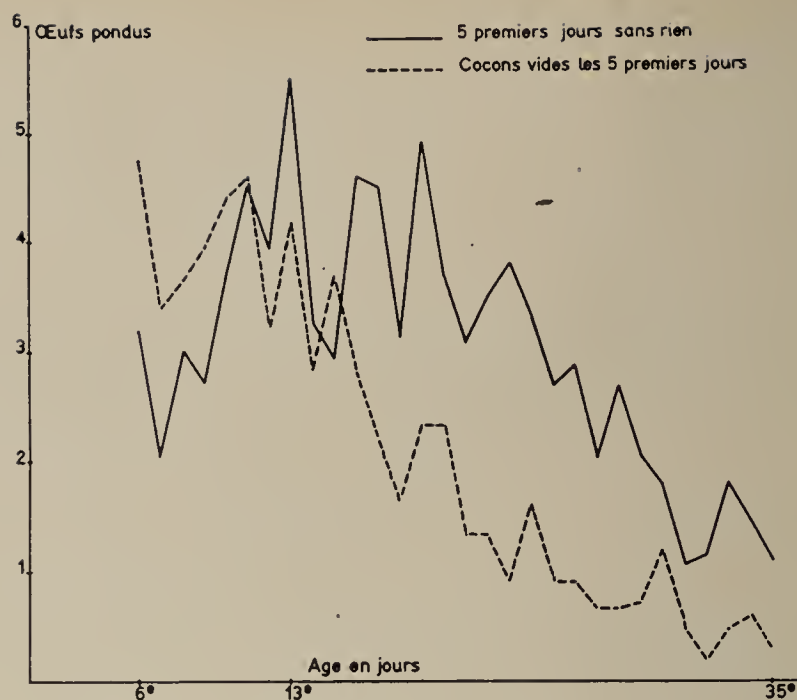


Fig. 2.

Nombre d'œufs en cours de résorption, pondus ou mûrs

$$D1 = -1,78 \quad (t = 1,4) \quad D2 = 2,37 \quad (t = 5)$$

Nombre d'ovocytes non encore en vitellogénèse

$$D1 = 11,27 \quad (t = 3,2) \quad D2 = 3,2 \quad (t = 1,1)$$

Les ovaires des femelles pourvues en cocons vides pendant les 5 premiers jours, contiennent un nombre significativement plus élevé d'ovocytes ayant atteint ou dépassé le stade de la vitellogénèse.

Comme la résorption des œufs mûrs ne commence qu'après une rétention de 24 heures (Labeyrie — 1960a), la comparaison avec les femelles pourvues en hôtes dès le début montre que la présence de cocons vides provoque la formation d'un nombre d'œufs identique à celui observé en présence d'hôtes normaux.

Une légère différence, discernable au plus grand nombre d'ovocytes jeunes chez les femelles pourvues en cocons vides, permet toutefois de noter que l'acte de ponte lui-même exerce une légère action stimulatrice lors de la maturation des ovocytes.

Fécondité totale

$$D1 = -16,07 \quad (t = 2,95) \quad D2 = -27,20 \quad (t = 3,3)$$

Ponte du sixième jour

$$D1 = -1,87 \quad (t = 2,36) \quad D2 = 1,76 \quad (t = 2,66)$$

Nombre d'œufs mis le jour de la plus forte ponte

$$D1 = -2,83 \quad (t = 4,75) \quad D2 = -1,98 \quad (t = 3)$$

Nombre de jours de ponte

$$D1 = -1,52 \quad (t = 0,7) \quad D2 = -4,30 \quad (t = 3,43)$$

Si l'on compare la fécondité totale à celle des femelles pourvues en hôtes depuis le début, après déduction pour celles-ci de la ponte des 5 premiers jours, la différence devient $D1' = -7,04$ et n'est plus significative: $t = 0,8$.

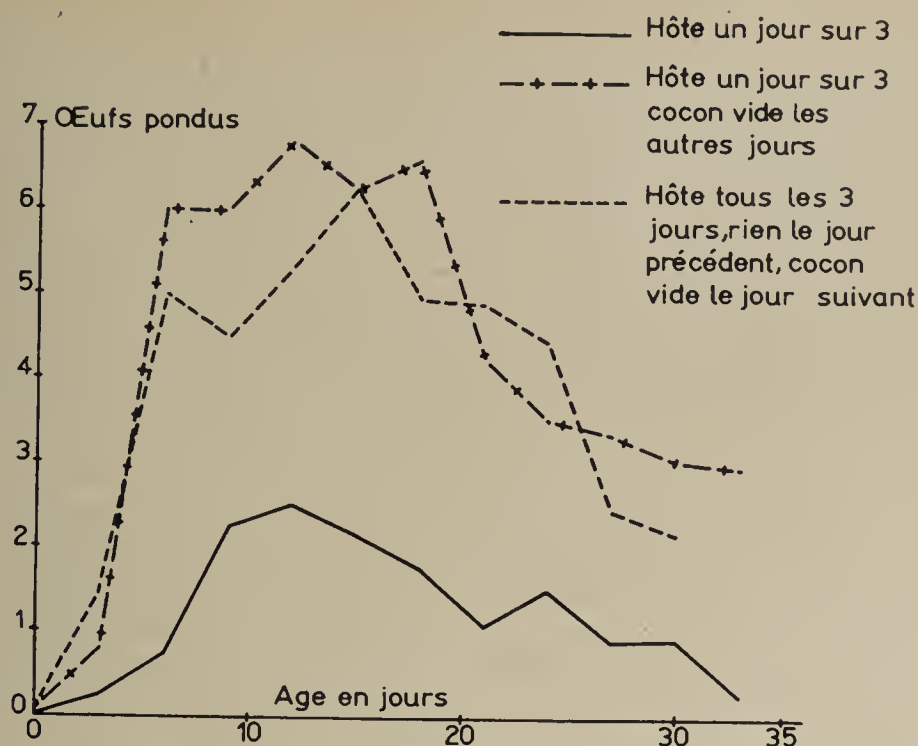


Fig. 3.

La fécondité des femelles pourvues en cocons vides pendant les 5 premiers jours est donc inférieure à celle des femelles n'ayant pas eu d'hôtes pendant cette période et correspond à celle des femelles pourvues en hôtes depuis le début, déduction faite de la ponte des 5 premiers jours.

Les résultats de l'analyse des ovaires sont donc confirmés par l'étude de la fécondité ultérieure et par l'examen des courbes de fécondité (Fig. 1 et 2).

II. Pendant le retrait des hôtes normaux

L'examen a porté sur les modifications provoquées par la présence de cocons vides lorsque les femelles ne disposaient d'hôtes normaux qu'un jour sur trois. Les fécondités de 17 femelles isolées pourvues de cocons dans ces conditions ont été comparées à celles de 19 femelles ayant un hôte tous les 3 jours chacune (D1), et à 14 femelles ayant eu un hôte chaque jour (D2).

Fécondité totale

$$D1 = 34,51 \quad (t = 12,6) \quad D2 = -29,66 \quad (t = 4,9)$$

Nombre d'œufs émis le jour de la plus forte ponte

$$D1 = 5,05 \quad (t = 9,5) \quad D2 = -1,11 \quad (t = 1,88)$$

Nombre de jours de ponte

$$D1 = 3,12 \quad (t = 3,3) \quad D2^1 = 2,33 \quad (t = 0,5)$$

Ponte quotidienne moyenne

$$D1 = 3,29 \quad (t = 6,5) \quad D2 = 2,18 \quad (t = 5,3)$$

L'étude des fécondités montre que le nombre d'œufs émis est 4 fois plus élevé que chez les femelles privées de stimulants pendant les jours de retrait des hôtes normaux.

¹ Le nombre de jours de présence des hôtes chez les femelles pourvues en hôtes tous les jours a été reporté au nombre de jours effectifs dans les deux autres séries, c'est-à-dire 11 au lieu de 35.

La très faible fécondité observée en l'absence d'hôtes 2 jours sur 3, est donc due pour l'essentiel à la disparition de l'action stimulatrice de l'hôte pendant cette période.

Le nombre moyen d'œufs émis les jours de présence des hôtes est considérable, et correspond au double de celui observé chez les femelles pourvues en hôtes tous les jours. Comme la fécondité totale correspond aux deux tiers de celle observée chez les femelles pourvues en hôtes tous les jours et que la rétention des œufs mûrs peut atteindre 24 heures, la différence entre les pontes quotidiennes moyennes provient de l'émission, le jour de présence des hôtes, chez les femelles stimulées par des cocons vides, aussi bien des œufs formés la veille que de ceux parvenus à maturité le jour de présence de l'hôte normal.

La différence entre les fécondités des femelles pourvues en hôtes tous les jours et celles ayant été stimulées par des cocons vides pendant les deux jours sans hôtes normaux, proviendrait alors non pas d'une différence dans l'activité ovarienne, mais de la destruction d'un tiers des œufs par suite de la limitation à 24 heures de la rétention des œufs mûrs.

III. Suppression de toute stimulation pendant 24 heures tous les trois jours

Afin d'examiner la persistance éventuelle de la stimulation exercée par les cocons vides, nous avons supprimé ces derniers le jour précédant l'introduction de l'hôte normal. Aucune modification significative n'est apparue dans les éléments permettant de caractériser la fécondité, ceci est d'ailleurs confirmé par les courbes de fécondité (Fig. 3).

L'impulsion nerveuse donnée par une stimulation s'exerçant pendant 2 jours consécutifs est donc suffisante pour permettre une activité ovarienne normale pendant les 24 heures d'absence de tout stimulant. La différence observée entre les fécondités totales des femelles pourvues en hôtes tous les jours et celles ayant eu des cocons vides 2 jours sur 3 est donc bien due à la résorption des œufs formés 48 heures avant le jour où la ponte était possible.

DISCUSSION

La stimulation par des hôtes impropres à la ponte permet de dégager l'influence considérable des stimulations sensorielles des récepteurs externes dans la régulation de l'ovogénèse. Le rôle capital des antennes dans ces perceptions a été confirmé par des expériences où les femelles étaient stimulées par des hôtes normaux placés derrière une toile de nylon permettant le contact exclusif des antennes. Lorsque de tels hôtes remplaçaient les cocons vides en l'absence des hôtes normaux la stimulation était la même. Les perceptions des antennes ne sont pas de nature exclusivement chimique, car les leurres de texture apparemment identique mais de nature chimique totalement différente, tels que des morceaux de bas nylon dont la forme épousait approximativement celles des cocons, provoquaient une augmentation significative de la fécondité, par rapport aux femelles privées de tout stimulant.

Par ailleurs des femelles pourvues en hôtes normaux pendant les 5 premiers jours de vie et ensuite privées d'hôtes pendant 4 jours, poursuivent pendant cette absence leur ovogénèse à un rythme normal, ce qui provoque une diminution significative de la fécondité totale, les œufs ainsi formés étant résorbés avant le retour des hôtes normaux.

Il faut de même attribuer à une augmentation de la stimulation l'accroissement de fécondité observé lorsque les femelles disposent chaque jour de 5 hôtes.

Ces phénomènes semblent assez fréquents car Narayanan, Subbarao et Gangrade (1956), observent que la fécondité d'*Apanteles angaleti* Mues. augmente significativement quand le nombre de chenilles de *Platyedra gossypiella* Saun., fournies quotidienne-

ment, passe de 10 à 20. Lloyd (1938) constate de même chez *Ooencyrtus kuvanae* How. que «la fréquence des contacts avec l'hôte semble avoir un rôle stimulant car, même la ponte des femelles âgées, tombée à quelques oeufs par jour, est plus élevée pour les fortes densités d'hôtes».

En conclusion de cet exposé, nous pouvons reprendre à notre compte l'opinion de Detinova (1953): «Une régulation neuro-humorale très compliquée des fonctions végétatives est propre aux insectes et correspond à un degré très élevé de leur organisation.»

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- DETINOVA, T. S., 1953. Sur le mécanisme de l'harmonie gonotrophique chez le Moustique commun, *Anopheles maculipennis*. *Zool. Zhurn.*, 32 (6), 1178—1188. — ENGELMANN, F., 1957. Die Steuerung der Ovarfunktion bei der ovoviviparen Schabe *Leucophaea maderae* FAB. *J. Ins. Physiol.*, 1 (3), 257—278. — FLANDERS, S. E., 1942. Oosorption and ovulation in relation to oviposition in the parasitic Hymenoptera. *Ent. Soc. Amer.*, 35, 251—266. — GILLETT, J. D., 1957. Variation in the time of release of the ovarian development hormone in *Aedes aegypti*. *Nature*, 180, 656—657. — JOLY, P., 1945. La fonction ovarienne et son contrôle humoral chez les Dytiscidés. *Arch. Zoo. Exp. Gén.*, 84, 49—164. — LABEYRIE, V., 1960 a. Contribution à l'étude de la dynamique des populations d'insectes: L'Influence stimulatrice de l'hôte, *Acrolepia assectella* Z., sur la multiplication d'un hyménoptère Ichneumonide, *Diadromus* sp. *Entomophaga*, mem. I, 1—193. — LABEYRIE, V., 1960. b. *Diadromus pulchellus* WSM., matériel pratique pour des recherches sur la biologie des hyménoptères parasites. *Rev. Path. Vég. et Ent. Agr.*, 39 (1), 13—19. — LLOYD, D. C., 1938. A study of some factors governing the choice of hosts and distribution of progeny by the Chalcid, *Ooencyrtus kuvanae* HOW. *Phil. Trans. Roy. Soc. Lond.*, 561 (229), 275—322. — LLOYD, D. C., 1940. Host-selection by Hymenopterous parasites of the Moth, *Plutella maculipennis* CURT. *Proc. Roy. Soc. (b)*, 128 (853), 451—484. — NARAYANAN, E. S., SUBBARAO, B. R., GANGRADE, G. A., 1956. The biology and rate of reproduction and the morphology of the immature stages of *Apanteles angaleti*. *Beit. Ent.*, 6 (3—4), 296—320. — ROTH, L. M., STAY, B., 1959. Control of oocyte development in Cockroaches. *Science*, 130 (3370), 271—272. — WIGGLESWORTH, V. B., 1960. Nutrition and reproduction in insects. *Proc. Nutr. Soc.*, 19 (1), 18—23.

RETENTISSEMENT DU GROUPEMENT DES PARENTS SUR LE PHENOTYPE DES DESCENDANTS F1 CHEZ LES ACRIDIENS MIGRATEURS

F. O. ALBRECHT et R. E. BLACKITH

Dans le cadre de nos études sur le problème des fluctuations numériques chez les Acridiens migrants, nos derniers résultats montrent que lorsque les larves à l'éclosion sont privées de nourriture, leur délai de survie varie suivant que les parents ont été maintenus isolés ou groupés.

Il serait peut-être utile de revenir très rapidement sur des travaux antérieurs. L'on sait que chez *Locusta*, *Nomadacris* et *Schistocerca*, les parents vivant en groupe sont moins fertiles que les parents solitaires; mais l'on sait aussi que si les grégaires déposent moins d'œufs, ces œufs sont de taille plus élevée et les larves qui en éclosent sont plus lourdes. En effet, alors que les larves les plus légères (de 8 à 15 mg.) proviennent de femelles qui ont été pratiquement isolées toute leur vie, les plus lourdes (de 15 à 28 mg.) proviennent de femelles élevées à forte densité.

Or, ces différences pondérales vont de pair avec des différences physiologiques importantes. C'est ainsi que le nombre d'ovarioles chez les larves nouveau-nées femelles est en fonction inverse de leur poids: plus une larve est lourde à l'éclosion et moins elle possède d'ovarioles. La fertilité du Criquet est donc en partie conditionnée par les facteurs du groupement ayant agi sur les parents.

D'autre part, et c'est le sujet qui nous occupe aujourd'hui, chez les trois espèces citées plus haut, les différences pondérales des jeunes larves se soldent par des différences de vitalité. C'est ainsi qu'à 30°C. et dans un habitat sec, les larves de 15 à 28 mg., provenant d'une ponte de grégaire, survivent de 70 à 100 heures, alors que les larves de provenance solitaire et pesant de 10 à 15 mg. ne survivent que de 40 à 70 heures dans les mêmes conditions. Dans un habitat humide et dans les mêmes conditions de température, la survie des larves de poids faible est prolongée de 10 heures environ, ce qui revient à dire que les larves de provenance solitaire sont mieux adaptées à une humidité élevée; ceci cadre bien avec ce que l'on sait de la phase solitaire qui vit normalement dans un milieu humide ou marécageux. En ce qui concerne la descendance grégaire, les larves nouveau-nées de *Schistocerca*, Criquet des régions désertiques, sont mieux adaptées à un habitat sec, puisque de 100 heures à 35% d'humidité relative, leur délai de survie tombe à 70 heures à 100% d'humidité relative. Chez *Nomadacris*, Criquet des marécages, la descendance grégaire est dans tous les cas adaptée à un habitat humide. Le cas de *Locusta* est intermédiaire: en moyenne les larves de poids élevé survivent une ou deux heures de plus à 100% d'humidité relative.

Il paraît donc que les larves nouveau-nées de poids élevé, issues de pullulations, résistent mieux à des conditions de vie plus difficiles que les larves de filiation solitaire; de par ailleurs, ces différences de vitalité sont à rapprocher des conditions écologiques particulières à chaque phase et à chaque espèce.

Nous devons ajouter que ce rapport entre le poids et le délai de survie existe également chez les larves de poids différents issues d'une même oothèque. En effet, une grande diversité de tailles à l'éclosion a lieu pour des populations de forme *transiens*; elle représente un facteur d'adaptation à des conditions de milieu diverses, une certaine mortalité larvaire en étant la rançon.

Nous illustrons ces données par quelques exemples. *Locusta* (fig. 1): nous représentons les délais de survie à 30°C. des larves nouveau-nées provenant de chacune des oothèques déposées par une mère solitaire et par une mère maintenue en groupement avec 10 mâles. Pour chacune des pontes, ces délais sont représentés par une colonne noire pour le lot des larves maintenues au sec, et une colonne blanche pour le lot des larves maintenues à une humidité élevée.

Le poids moyen des larves nouveau-nées provenant de la mère solitaire varie de 12 à 15 mg., selon la ponte. Les délais de survie varient de 43 à 77 heures à 35% d'humidité relative (colonnes noires) et de 54 à 82 heures à 100% d'humidité relative (colonnes blanches). Ces dernières sont dans tous les cas plus allongées que les colonnes noires, ce qui tend à prouver que les larves de filiation solitaire sont mieux adaptées à l'humidité.

Le poids moyen des larves nouveau-nées provenant de la mère moyennement groupée varie ici de 17 à 22 mg., suivant la ponte. Les délais de survie varient de 65 à 93 heures; dans quelques cas, l'adaptation se fait mieux dans un habitat sec.

On sait que chez certaines femelles solitaires de *Locusta*, on observe, parallèlement au déroulement de la ponte, une élévation du poids des larves nouveau-nées; il semble que ce phénomène soit lié à un facteur interne: l'âge de la mère. C'est ce que l'on observe dans l'exemple illustré ici. Le poids des larves issues des premières pontes n'atteint pas 13 mg., alors qu'il oscille entre 14 et 15 mg. pour les pontes tardives.

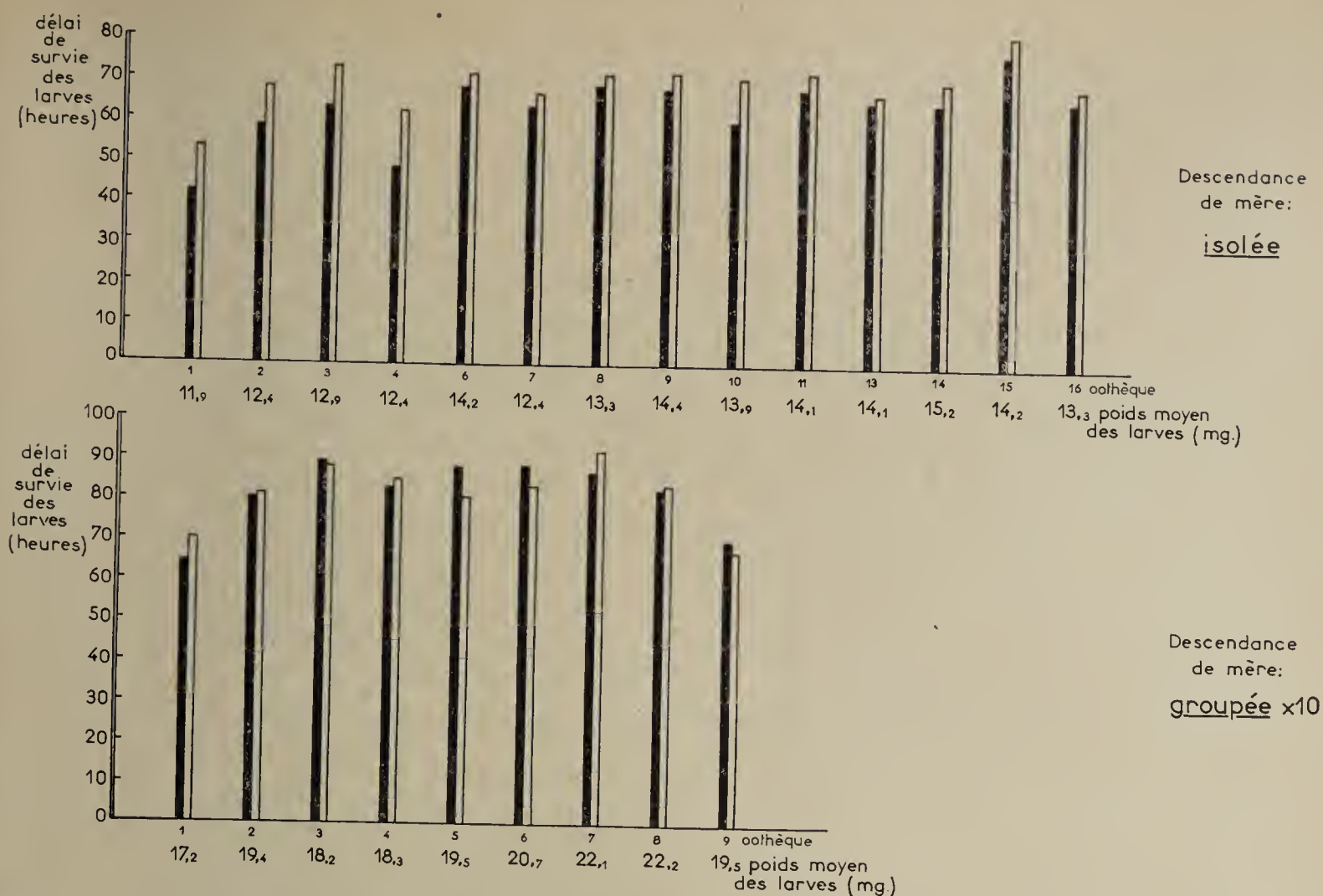


Fig. 1. *Locusta*: délai de survie à 30°C. des larves nouveau-nées provenant des pontes successives déposées par une mère solitaire (haut), et par une mère moyennement groupée (bas). Pour chacune des pontes, ces délais sont représentés par une colonne noire (lot des larves maintenues à 35% d'humidité relative) et une colonne blanche (lot des larves maintenues à 100% d'humidité relative).

A cette élévation moyenne des poids correspond une élévation moyenne des délais de survie; les colonnes sont en effet plus allongées à partir de la sixième ponte. Nous pensons que ces différences de vitalité liées au vieillissement maternel sont ici encore à rapprocher des conditions écologiques: il paraît probable que les larves provenant des mères solitaires âgées et nées en fin de saison des pluies soient assujetties à des conditions micro-climatiques assez comparables à celles dans lesquelles naissent les larves grégaires.

Schistocerca (fig. 2): nous comparons à nouveau les pontes successives d'une mère solitaire avec celles d'une mère groupée. Le délai de survie est doublé chez les larves de filiation grégaire. On notera ici que la phase solitaire se trouve avantagée dans un habitat humide alors que la phase grégaire est mieux adaptée à un habitat sec que la phase correspondante chez *Locusta*.

Mais, quelle est l'explication du rapport entre le poids et le délai de survie des larves nouveau-nées? Elle nous est fournie par l'étude physique et chimique du problème. Les analyses montrent qu'il s'agit d'un mécanisme de régulation hydrique. La teneur en amino-acides à l'éclosion est plus élevée chez les larves d'origine grégaire que chez les larves d'origine solitaire. On observe de par ailleurs que le clivage à peu près complet des protides de l'hémolymph au cours de la déshydratation complète de façon appréciable l'élévation du pouvoir osmotique du sérum.

Pour conclure, ces données montrent que les fluctuations d'une population se traduisent, à la génération suivante, par une diversité physiologique des larves. Cette diversité aboutit à une pré-adaptation des larves à certaines conditions du milieu et retentit, bien entendu, sur l'abondance des populations futures.

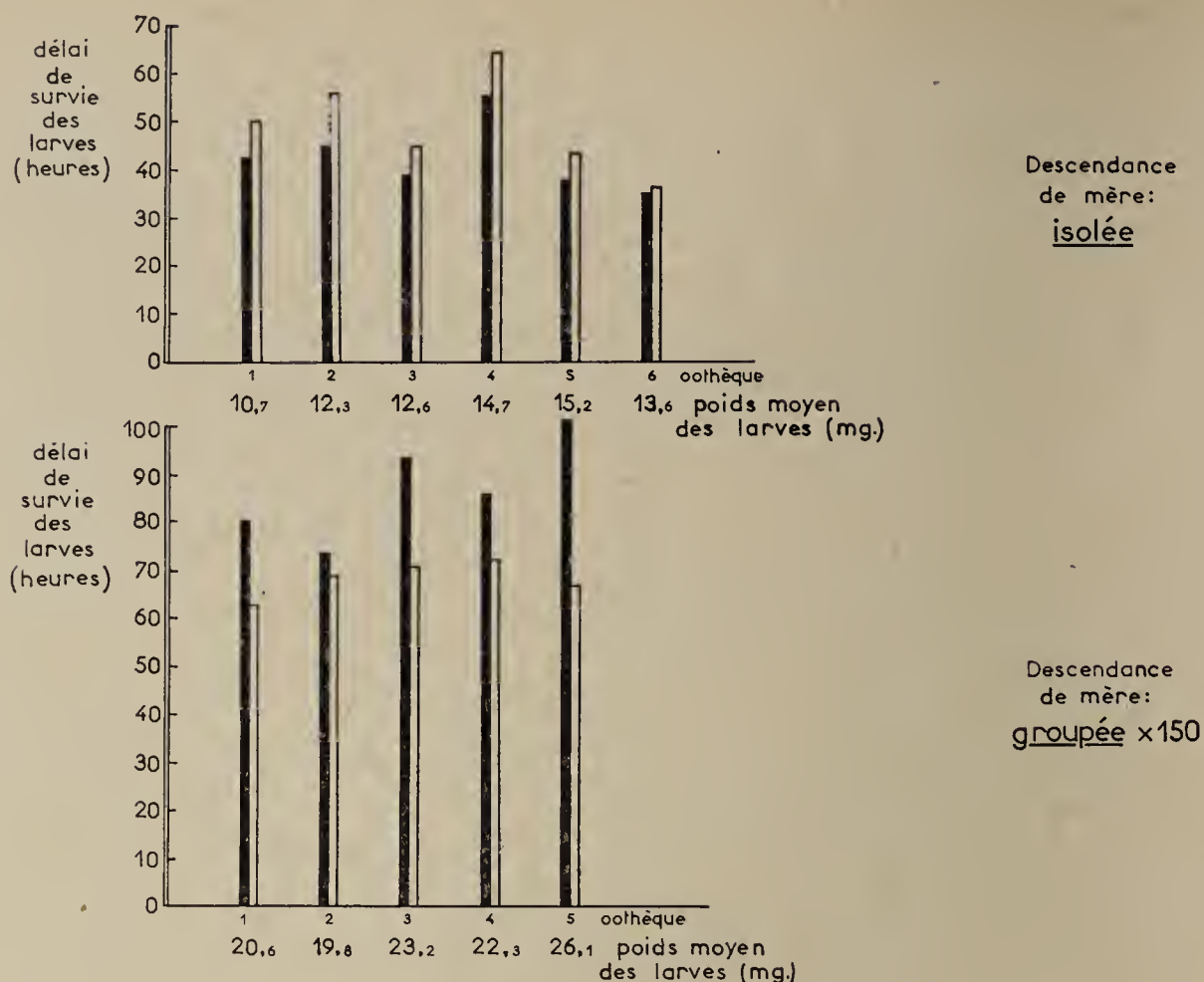


Fig. 2. *Schistocerca*: délai des survie à 30°C. des larves nouveau nées provenant des pontes successives déposées par une mère solitaire (haut), et par une mère fortement groupée (bas).

Il nous paraît particulièrement remarquable que ce mécanisme homéostatique soit conditionné par un ensemble de facteurs externes ayant agi sur les parents. Il n'est donc guère possible d'expliquer le mécanisme des fluctuations numériques sans tenir compte de l'influence phasaire. La théorie énoncée en 1921 par M. Uvarov est la clef de voute du problème Acridien.

BIBLIOGRAPHIE

- UVAROV, B. P., 1921. A revision of the genus *Locusta* L. (= *Pachytylus* Fied.) with a new theory as to the periodicity and migrations of locusts. *Bull. Ent. Res.*, 12, 135—163. — KENNEDY, J. S., 1956. Phase transformation in locust biology. *Biol. Rev.*, 31, 349—370. — ALBRECHT, F. O., 1955. La densité des populations et la croissance chez *Schistocerca gregaria* (Forsk.) et *Nomadacris septemfasciata* (Serv.); la mue d'ajustement. *J. agric. trop. Bot. appl.*, 2, 109—192. — ALBRECHT, F. O. et BLACKITH, R. E., 1957. Phase and moulting polymorphism in locusts. *Evolution*, U.S.A., 11, 166—177. — ALBRECHT, F. O., VERDIER, M. et BLACKITH, R. E., 1958. Détermination de la fertilité par l'effet de groupe chez le Criquet migrateur (*Locusta migratoria migratorioides* [R. et F.]). *Bull. Biol. France et Belgique*, 4, 349—427. — ALBRECHT, F. O., 1959. Facteurs internes et fluctuation des effectifs chez *Nomadacris septemfasciata* (Serv.). *Bull. Biol. France et Belgique*, 4, 414—461. — ALBRECHT, F. O. et BLACKITH, R. E., 1960. Poids et délai de survie des larves nouveau-nées chez les Acridiens migrants. Données physiologiques. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 250, 3388—3390. — BLACKITH, R. E. et ALBRECHT, F. O., 1960. Poids et délai de survie des larves nouveau nées chez les Acridiens migrants. Données chimiques. *C. R. Acad. Sci. Fr.*, 250, 3514—3515.

EXPERIMENTAL STUDIES ON THE INTERACTION BETWEEN THE BEAN WEEVILS AND THEIR PARASITIC WASPS¹

SYUNRO UTIDA

Entomological Laboratory, Kyoto University, Kyoto, Japan

1.

Experimental studies on animal population have hitherto been done along different two lines of species combination, one is the competition relation between two kinds of species shearing a similar ecological niche and another is the foodchain relationship of prey and predator or host and parasite. Gause's principle was the most ubiquitous conclusion deduced from the former kind of experiment. The allopatric and sympatric segregations of animal species in a community are nicely explained by this principle, that is when the two species shearing a similar ecological niche strive for limited food and place both species can not be exist together and one must always be defeated by another. On the other hand, Volterra's or Nicholson and Bailey's formulae were the guiding principles on the interaction between host and parasite populations which predict the alternative fluctuation of population densities of both species.

The present studies intend to combine experimentally these two different kinds of species combination which had been studied separately in each other. This may be a way to integrate the species complex in an animal community from the results obtained in these experiments of two different species combinations, competition and food-chain relations. Both relations in an animal community are as those of warp and woof but had not been considered as a connecting link. The experiment as this is urgently needed for integrating these two principles deduced from the experiments into the species complex in an animal community.

Two kinds of experiment were done. One case is that the two species occupying a similar ecological niche are attacked by a common parasite and another is that a species are attacked by two parasite species of a similar ecological niche.

2.

The materials used in these experiments were the Azuki bean weevil, *Callosobruchus chinensis* and the southern cowpea weevil, *Callosobruchus maculatus* as host species and a Pteromalid wasp, *Neocatolaccus mamezophagus* and a Braconid wasp, *Heterospilus prosopidis* as common parasites of the larvae of these two weevils. Both species of the weevils are very similar not only in their morphology and physiology but also in their biology and habits. Of course, both can easily be reared under the laboratory condition using the dried seed of the azuki bean, *Phaseolus radiatus* as their food. *Neocatolaccus* and *Heterospilus* belong to different taxonomic group in Hymenoptera, Chalcidoidea and Ichneumonoidea, respectively, and their morphological and physiological characters are highly different, but their ecological characters are very similar to each other as species sharing the same ecological niche. The host age attacked by the parasite, modes of parasitization, the degree of synchronization of their life history with that of the host, the duration of their adult life, the duration of their development, etc. are almost the same in the two.

3.

First experiment is the case that the interspecific competition between the two species which share the same ecological niche, is interferred by the action of their common parasite. When two species of the bean weevil, *C. chinensis* and *C. maculatus* interacted seeking a common food resource under the controlled condition of environment,

¹ Contribution from the Entomological Laboratory, Kyoto University, No. 341.

the final result was clear cut (Utida, 1953). *C. chinensis* drove out *C. maculatus* completely in no more than four generations and consequently the equilibrium state composed of both species of weevils could not be established. When the physical condition of environment was changed the species of the success was occasionally reversed, but both species did never live together at the final state. When a parasite, *Heterospilus* was introduced into this mixed population of competing species, the result became different from the above.

Three experimental populations mixing the two species of host and a parasite species started under the controlled laboratory condition, with different combinations of the initial densities of hosts and parasite. One population started with the equal proportion of *C. chinensis* and *C. maculatus* and a definite number of the parasitic wasp was liberated in this population. Other two started under the dominances of one respective species and thereafter a definite number of parasite was liberated.

The results were almost the same in these three populations, as represented in Fig. 1. The population of the wasp is established and fluctuate from generation to generation, maintaining their mean density more or less at high level of population. The densities of both species of host weevil also fluctuate from generation to generation, holding different level of population density. It is especially noteworthy that both species of weevil exist together without becoming extinct, but competed with each other.

The same relation was also confirmed in the different combination of hosts and parasite, where a Pteromalid parasite, *Neocatolaccus mamezophagus* attacks both species of weevil *C. chinensis* and *C. maculatus* (Utida, 1953). Three populations were set up, being different in their combinations of initial densities and in the time of introduction of parasite species. The populations of both host weevils were more depressed the level of their densities than in the former case of host-parasite combination mentioned above and did not show any clear cyclic fluctuation of densities. In these mixed populations the two species of weevil that share the same ecological nich exist together at least for the six generations.

Regardless of these differences in the level of population density and in the mode of fluctuation, the co-existence of two species of weevil was proved in both cases of the mixed populations. This situation has already been postulated by Lack, that is, two species might be able to live without competition in the same habitat feeding on the same food, provided that their populations were controlled by parasites or predators (Lack, 1949). Such postulate has not been experimentally proved as yet, excepting for the present two experiments.

4.

Second combination of the species interrelation is the case when a host population is attacked by two kinds of parasite species which have a similar ecology. Namely, under the controlled condition of environment, the mixed population of the Azuki bean weevil and two species of its parasitic wasps, *Heterospilus* and *Neocatolaccus* was simultaneously started, and the population census was continued for about four years or about 70 generations for the host species (Utida, 1955).

The result obtained clearly shows that these three species were never extinct but continued to live together covering the whole observed period of 70 generations, and throughout those period the populations of each three species changed their densities up and down around their mean level of population density with their peculiar mode of fluctuation.

The mode of fluctuation in both parasite populations is very interesting that in the generations where the density of *Heterospilus* population reached a peak the population of *Neocatolaccus* took very low level of density, and vice versa. Namely, these two parasite populations fluctuate in opposite and alternative way, and are never extinct.

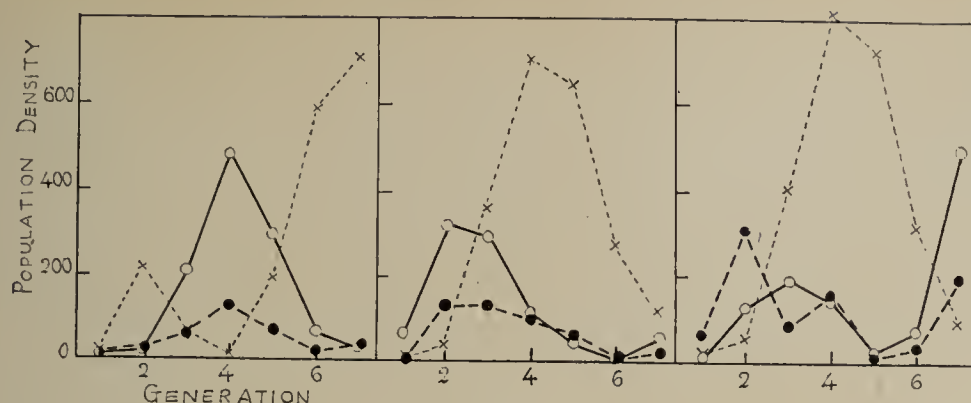


Fig. 1. Competition between *Callosobruchus chinensis* and *C. maculatus*, when both species are attacked by *Heterospilus prosopidis*.

—○—: *C. chinensis*, ---●---: *C. maculatus*, ...x.....: *Heterospilus prosopidis*.

If the Gause's principle is justifiable, the one of them should be exterminated by another, for both of the parasite, as stated above, have a similar ecology and seem to be the species shearing the same ecological niche. Therefore, this is the second contradiction to the Gause's principles.

The alternative fluctuations of both parasite populations may be a key to solve this co-existence. Namely, *Neocatolaccus* is very efficient in their host finding at high density of host, while *Heterospilus* is rather efficient at low density of host population, and thus both species of the parasite share the time of their predominance dependent upon the density level of host population, which is induced by the interaction between host and parasites themselves. Cyclic fluctuation of density in the host population may alternatively reverse the success in competition between two parasite species in a cycle, accordingly the extermination of a species can not be observed. This different dependency of the two species of parasite upon the host density and the violent fluctuation of host population seem to be main causes of the co-existence of both species of parasite.

The similar situation has been proved between the allied two species in *Drosophila*, *Tribolium* and *Aphis*, respectively, which share the given habitat niche by slight difference in their physiological requirement for food, temperature or even population density in the latter species (Merrell, 1951; Moore, 1952; Park, 1954; De Bach & Sisojevic, 1958).

5.

Interspecific competition between the species occupying the same ecological niche has been fully studied in experimental way, based upon the theoretical postulate of Lotka and Volterra. Among those, such works as Park's (1954) or Crombie's (1947) seem to be most extensive and classical. Although these works have been advanced, some opposed opinions to the Gause's principle have been proposed with the experimental proof and observations in natural habitat, and its vast validity has become in doubt.

Hutchinson (1948) pointed out two possible exceptions to the Gause's principle; (1) where external factors may act to rarefy the mixed population, the environmental possibilities are not completely exploited, and (2) where continual chance oscillations of the environmental variables may continually reverse the directions of competition, so that no equilibrium can be established.

His first case coincides with the results of the first experiment, where two competitive species can live together when attacked by a common parasite, and the second exception may be the second experiment, where the two parasites of similar niche can live together when they attack a common host simultaneously. In both of exception, climatic factors as well as factors in biotic nature may act as an external factor interfering the relation between two competing species and permit them to live together.

The present emphasis, however, is that the host-parasite relation as well as prey-predator one under these situations may change the competitive relation and also both competitors to co-exist. In other words, the regulatory action of interspecific competition may be relaxed or outweighed by such relation of food chain as predation or parasitism. Accordingly, it can be concluded that in natural community, where number of species interact with each other, the number of component species and their abundance are mainly controlled by the foodchain relation and are less so by the inter- and intra-species competition. This conclusion is not the exception of Gause's principle, but its corollary or rather advancement for analysing the community complex.

The co-existence of the competing species in natural community has frequently been emphasized in wide systematic range of species (e. g., Ross, 1957; Usinger, 1958). It is not so difficult to imagine that the mechanism mentioned above is operative in these cases. Making this reasoning, we can reach the important conclusion that the populations of these competing species are held at lower level than the state of equilibrium and do not exploit the whole materials of available resource.

REFERENCES

- CROMBIE, A. C. (1947). Interspecific competition. *J. Anim. Ecol.*, 16: 44—73. — DE BACH, P. and SISOJEVIC, P. (1960). Some effects of temperature and competition on the distribution and relative abundance of *Aphytis lingnanensis* and *A. chrysomphali*. *Ecol.*, 41: 153—160. — HUTCHINSON, G. (1948). Teleological mechanisms: Circular causal systems in ecology. *Ann. New York Acad. Sci.*, 50: 221—246. — LACK, D. (1949). The significance of ecological isolation. In "Genetics, paleontology and evolution", 299—308. Princeton Univ. Press. — MERRELL, D. J. (1951). Interspecific competition between *Drosophila funebris* and *D. melanogaster*. *Amer. Nat.*, 85: 159—169. — MOORE, J. A. (1952). Competition between *Drosophila melanogaster* and *D. simulans*. *Evolution*, 6: 407—420. — PARK, T. (1954). Experimental Studies of interspecies competition. II. Temperature, humidity, and competition in two species of *Tribolium*. *Physiol. Zool.*, 27: 177—238. — ROSS, H. H. (1957). Principles of natural co-existence indicated by leafhopper populations. *Evolution*, 11: 113—129. — USINGER, R. L. (1958). The significance of ecologically equivalent species of hemiptera that co-exist in nature. *Proc. 10th Internat. Congr. Ent.*, 1: 101. — UTIDA, S. (1953). Interspecific competition between two species of bean weevil. *Ecol.*, 34: 301—307. — UTIDA, S. (1955). Population fluctuation in the system of interaction between a host and its two species of parasite. *Oyo-Kontyu*, 11: 43—48 (in Japanese).

FOOD PLANT RELATIONSHIP OF THE DIAMOND-BACK MOTH (*Plutella maculipennis* [Curt.]) GUSTATION AND OLFACTION IN RELATION TO BOTANICAL SPECIFICITY OF THE LARVA

P. D. GUPTA and A. J. THORSTEINSON

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

The exclusion of botanical species from the food plant range of the diamond-back moth larva is determined not only by the infrequency of adequate stimulants for feeding but also by a high frequency of occurrence of feeding inhibitors. A few plant species lack feeding inhibitors but are excluded by a deficiency of feeding stimulants. Some plants are devoid of decisive feeding inhibitors and contain effective feeding stimulants but yet are precluded as host plants by the possession of toxic principles. At least one plant species, *Pisum sativum*, devoid of mustard oil glucosides, is sufficiently palatable, nutritious and free of toxicants to support successive generations of *Plutella* larvae in the laboratory. The free mustard oils in the natural host plants appear to inhibit dispersal of the larvae.

THE PHYSIOLOGICAL BASIS FOR THE SELECTION OF PLANTS FOR EGG-LAYING IN THE TOBACCO HORNWORM, *PROTOPARCE SEXTA* (JOHAN.)

R. T. YAMAMOTO and G. FRAENKEL

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

Host plant preferences of the feeding stages of phytophagous insects are fairly well understood on the basis of gustatory stimulation by specific "secondary" plant substances. Selection of plants by adults for oviposition also appears to be similarly initiated by specific chemical stimuli emanating from the host plants. Thus in laboratory experiments, the female tobacco hornworm, *Protoparce sexta* (Johan.) oviposits only on plants of the family Solanaceae. Plants within this family are, however, further distinguished under preference tests. Tomato was preferred by the adults in all choice tests, and this finding is congruent with field surveys which show that tomato is naturally and preferentially infested in the area studied. Extraction and assay of substances from dried tomato leaf powder and fresh tomato leaves indicate that at least two stimuli are involved in the selection of plants for oviposition. One extractable with 80% Methanol triggers oviposition on contact. The other, termed the "preference stimulus", appears to attract to moth to a particular plant. This stimulus is steam-distillable from fresh tomato leaves. Combination of the "oviposition stimulus" and the "preference stimulus" applied on foreign or artificial plants was preferred over the "preference stimulus" alone in choice tests. The "oviposition stimulus", on the other hand, was extracted from all solanaceous plants tested. Evidence is presented that the "preference stimulus" is a "habituation" response to chemicals exposed to during the larval stage. The "preference stimulus" alone does not induce egg-laying.

FAT CONTENT CHANGES IN MIGRATING DESERT LOCUSTS (*Schistocerca gregaria* Forsk.)

Z. WALOFF

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

Following the demonstration by Krogh and Weis Fogh that locusts utilise fat for flight, samples for the estimation of the fat content in swarming populations of the Desert Locust were obtained in East Africa during observations on swarm behaviour. In most cases the age of the swarms could be estimated from knowledge of their histories, physiological age was assessed by the state of the ovaries.

All the samples, except those of newly fledged or of breeding locusts, were from swarms which flow for some hours every day. The fat reserves varied with age, and during the adult growth period ranged from about 20 mgms per locust in fledglings sampled three days after final moult and still on their breeding site, through 50—60 mgms per locust in a swarm of 8—10 days old locusts sampled during the first few days of migration, to the maximum observed values of 230 mgms in males and 320 mgms in females in one of the 4—5 weeks old swarms. The swarms were flying in the characteristic rolling manner, with feeding during migration as well as on the night roosts, and in spite of active flight the locusts in them were achieving a net gain in their fat reserves, which at this stage increased with distance from the breeding areas. In immature or newly matured males from swarms 6 to 15 weeks old, the fat content varied between 120 and 60 mgms, falling off to 30—20 mgms in the still older locusts. The sampled mobile populations thus resembled laboratory-bred Desert Locusts in the initial build-up of fat and its decrease in old age, but differed from them by the consistently lower fat content.

JAHRESZEITLICHE VERÄNDERUNGEN DES FRISCH- UND TROCKENGEWICHES SOWIE DES FETTGEHALTES BEI VERSCHIEDENEN FORMICA-ARTEN

WALTER KIRCHNER

Institut für Angewandte Zoologie der Universität Würzburg

Der Wasserhaushalt der Insekten ist für die verschiedensten Lebensäußerungen von zentraler Bedeutung; so sind — um nur einige Beispiele zu nennen — die Vorzugstemperatur (und damit auch die Stoffwechselintensität), die Vorzugsfeuchtigkeit, die Hitze- und die Kälteresistenz von der Wasserspannung der Gewebe abhängig.

Ähnlich vielgestaltig ist die Rolle der Lipide im tierischen Stoffwechsel: Wie allgemein bekannt ist, stellt das Fett für die Insekten einen energiereichen Reservestoff dar; so verbrennen Lepidopteren während des Fluges nicht Kohlenhydrat, sondern Fett (Zebe 1954); weiter konnte nachgewiesen werden, daß viele Insektenarten vor Ruheperioden (Überwinterung, Diapause) Fett speichern (Zusammenfassung bei Wigglesworth 1955). Die Beobachtung, daß manche Insekten neben anderen Stoffen auch einige Lipide zu ihrem Wachstum benötigen (Singh und Brown 1957), unterstreicht die Bedeutung des Fettes für bestimmte Lebensprozesse.

Aus diesen Gründen erscheint es notwendig, bei Untersuchungen über den Stoffwechsel der Insekten den jeweiligen physiologischen Zustand der Versuchstiere zu berücksichtigen. Von einigen früheren Autoren (Bodine 1921, Buxton 1935, Maciucă 1935, Busnel und Drillhon 1937, Hochrainer 1942, Edney 1957) konnte bei solitären Insekten der Nachweis erbracht werden, daß Wasser- und Fettgehalt in hohem Maße von der Jahreszeit beeinflußt werden; diese Erscheinung wurde nunmehr auch bei Ameisen festgestellt.

Methodik: Als Versuchstiere dienten die ♀♀ vier hügelbauender *Formica*-Arten (*F. polycтена* Först., *F. rufa* L., *F. nigricans* Em., *Coptoformica exsecta exsecta* Nyl.), die in der Umgebung von Würzburg (Deutschland) vorkommen. Zur Ermittlung des Trockengewichtes wurden die Ameisen bei Zimmertemperatur im Vakuumexsikkator (12—14 mm Hg) über P_2O_5 bis zur Gewichtskonstanz ausgetrocknet. Die Extraktion der Lipide erfolgte je 24 Stunden mit wasserfreiem Methanol, Aceton und peroxydfreiem Äther; nach Abdestillieren der drei Extraktionsmittel wurden die Fette in Hexan aufgenommen.

Bei allen vier untersuchten *Formica*-Arten zeigten das Frisch- und Trockengewicht sowie der Fettgehalt einen weitgehend ähnlichen jahreszeitlichen Verlauf¹; es genügt daher, die jahreszeitlichen Veränderungen bei einem *F. polycтена*-Volk graphisch darzustellen (Abb. 1).

Das Körpergewicht fällt in den ersten Wochen nach der winterlichen Ruheperiode stark ab; zu dieser Zeit (März) steht den Ameisen kaum irgendwelche Nahrung zur Verfügung, so daß die Tiere auf ihre körpereigenen Reserven angewiesen sind; überdies müssen die Arbeiterinnen im Frühjahr die Geschlechtstierlarven aufziehen. Im Frühsommer zeigten die meisten untersuchten *Formica*-Völker einen Anstieg des Körpergewichtes, der im wesentlichen auf eine Zunahme des Gehaltes an flüchtigen Stoffen zurückzuführen ist. Zum gleichen Zeitpunkt erreichen eine Reihe von Lachnidenarten den Höhepunkt ihrer Massenvermehrung; da die Nahrung der *Formica*-Arten zu einem wesentlichen Anteil aus dem wasserreichen Läusehonigtau besteht, dürften zwischen der Läusevermehrung und dem Anstieg des Körpergewichtes Beziehungen bestehen. In der zweiten Sommerhälfte fällt das Körpergewicht wieder ab — wohl als Folge der gesteigerten Arbeiterlarven-Aufzucht sowie des Absinkens der Lachniden-Populationsdichte in den Monaten Juli und August. Nach der Beendigung der Larvenaufzucht beginnt im Herbst das Körpergewicht stark anzusteigen, da jetzt die vorwinterliche Reservestoffspeicherung einsetzt. Sicher kommt den Ameisen dabei zugute, daß in den Herbstmonaten witterungsbegünstigter Jahre die Honigtauproduktion

¹ Auf die standortbedingten Abweichungen kann im Rahmen eines Kurzreferates nicht näher eingegangen werden.

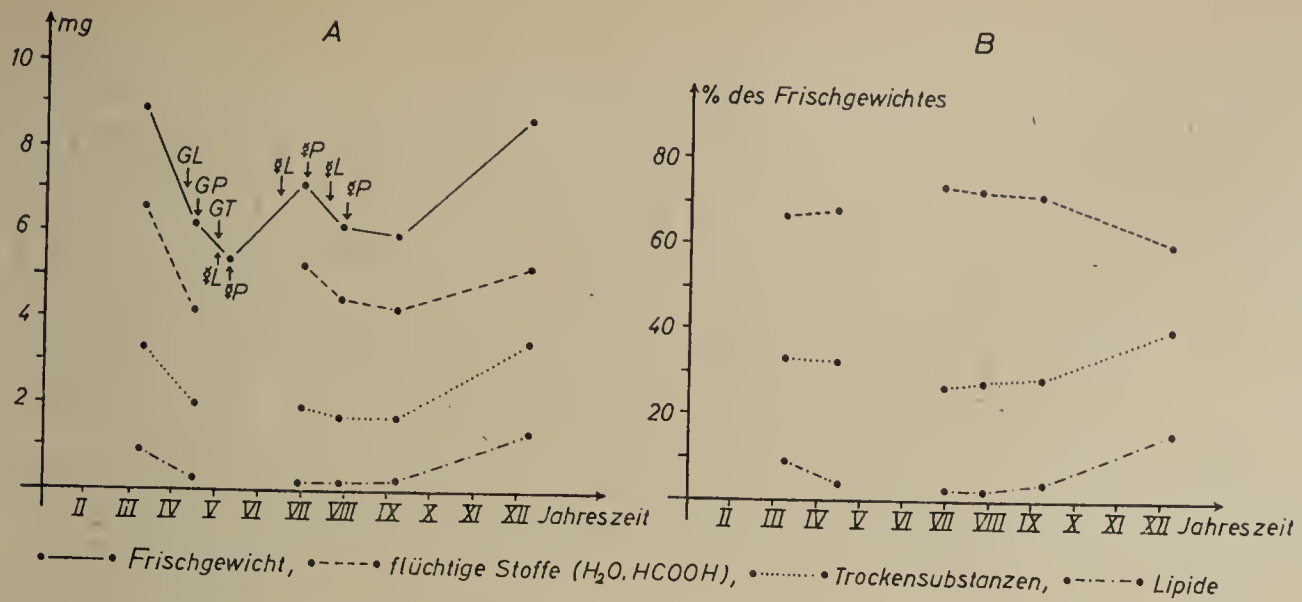


Abb. 1. Der jahreszeitliche Verlauf des Frisch- und Trockengewichtes sowie des Gehaltes an flüchtigen Stoffen und Lipiden bei einem *F. polyctena*-Volk im Jahre 1959.

A = Absolutwerte; B = Relativwerte; GL = Geschlechtstierlarven, GP = Geschlechtstierpuppen, GT = schwärmende Geschlechtstiere, ♂L = Arbeiterlarven, ♂P = Arbeiterpuppen im Nest.

mancher Lachnidenarten nochmals zunimmt. Während der winterlichen Ruheperiode (November-März) ließ sich bei sämtlichen untersuchten Formica-Völkern keine Abnahme des Körpergewichtes, sondern sogar ein leichter Anstieg feststellen. Dieses Ergebnis ist so überraschend, daß an einen methodischen Fehler gedacht werden muß (vielleicht kommen im März die größten Tiere zuerst an die Nestoberfläche, wodurch eine Zunahme des Gewichtes vorgetäuscht wird); sollte der winterliche Anstieg des Körpergewichtes jedoch real sein, so muß erwogen werden, ob die *Formica*-Arten während des Winters nicht doch Nahrung aufnehmen — z. B. in Form der Elaiosome der eingetragenen Pflanzensamen.

Der absolute Gehalt an Trockensubstanzen fällt in gleicher Weise — und wohl auch aus den gleichen Gründen — wie das Körpergewicht im Frühjahr ab; ein Anstieg im Frühsommer ist dagegen nicht oder in weitaus schwächerem Maße wie beim Frischgewicht festzustellen. Erst im Herbst — vor allem in den Monaten Oktober und November — zeigt das Trockengewicht eine deutliche Zunahme. Während des Winters konnte nur in einem einzigen Fall eine Erniedrigung des absoluten Gehaltes an Trockensubstanzen nachgewiesen werden; bei allen anderen Versuchsvölkern stieg das Trockengewicht in der Zeit von November bis März leicht an.

Der relative Gehalt an Trockensubstanzen (Abb. 1 B) zeigt im Sommer ein Minimum, im Winter dagegen ein Maximum. Umgekehrt erreicht der relative Gehalt an flüchtigen Substanzen (H_2O , $HCOOH$) im Sommer seinen höchsten, im Winter seinen tiefsten Wert. Die Erniedrigung des relativen Flüssigkeitsgehaltes während der inaktiven Periode der *Formica*-Arten wird keineswegs durch die winterliche Fetteinlagerung vorgetäuscht; denn der prozentuale Anteil der flüchtigen Substanzen am Körpergewicht ist auch dann im Winter um 4—7% niedriger als im Sommer, wenn man als Bezugsgrundlage nicht das gesamte Körpergewicht, sondern die fettfreie Körpersubstanz wählt. Es ist zu vermuten, daß die Erniedrigung des Flüssigkeitsgehaltes bei den *Formica*-Arten im Winter eine Erhöhung der Kälteresistenz bedingt, doch liegen hierüber noch keine Untersuchungen vor.

Der absolute Gehalt an Lipiden sinkt — ebenso wie das Frisch- und Trockengewicht — während der Geschlechtstieraufzuchtperiode im Frühjahr stark ab; wahrscheinlich dient der Abbau der Fettreserven zur Produktion von Drüsensekreten, mit denen die Geschlechtstierlarven gefüttert werden (Bausenwein 1960, Gößwald und Kloft 1960). Während des Sommers erreicht der Fettgehalt ein Minimum; allerdings konnte bei manchen Versuchsvölkern in den Monaten Juli-September eine vor-

Tabelle 1.

Die Minima und Maxima des durchschnittlichen absoluten Lipidgehaltes bei verschiedenen Formica-Arten im Jahre 1959

Art	Versuchs- nest Nr.	Maximum		Minimum		Maximum Minimum
		Datum	mg Fett/Indiv.	Datum	mg Fett/Indiv.	
F. polycтена	1	9. 12.	1,39 (= 16,04% d. Frischgew.)	28. 7.	0,14 (= 2,32% d. Frischgew.)	9,9
F. polycтена	2	10. 3.	0,89 (= 5,99% d. Frischgew.)	28. 7.	0,20 (= 2,09% d. Frischgew.)	4,4
F. polycтена	3	2. 12.	1,54 (= 12,51% d. Frischgew.)	24. 6.	0,23 (= 2,70% d. Frischgew.)	6,7
F. polycтена	4	19. 3.	1,14 (= 7,60% d. Frischgew.)	24. 6.	0,28 (= 2,04% d. Frischgew.)	4,1
F. polycтена	5	19. 3.	1,23 (= 9,37% d. Frischgew.)	24. 6.	0,21 (= 2,60% d. Frischgew.)	5,8
F. nigricans	1	9. 12.	1,44 (= 12,20% d. Frischgew.)	28. 7.	0,22 (= 2,17% d. Frischgew.)	6,5
F. nigricans	2	3. 12.	2,09 (= 11,42% d. Frischgew.)	28. 7.	0,36 (= 2,98% d. Frischgew.)	5,8
F. nigricans	3	2. 12.	1,53 (= 9,41% d. Frischgew.)	24. 6.	0,31 (= 2,70% d. Frischgew.)	4,9
F. rufa	1	21. 4.	2,32 (= 14,54% d. Frischgew.)	31. 7.	0,42 (= 2,94% d. Frischgew.)	5,5
F. rufa	2	25. 3.	0,68 (= 6,30% d. Frischgew.)	28. 7.	0,20 (= 1,88% d. Frischgew.)	3,4
F. rufa	2	9. 9.	1,02 (= 8,61% d. Frischgew.)	30. 7.	0,35 (= 3,05% d. Frischgew.)	2,9
Coptoformica	1	21. 4.	0,64 (= 11,19% d. Frischgew.)	2. 7.	0,27 (= 4,57% d. Frischgew.)	2,4

übergehende Zunahme der Lipide festgestellt werden; ob diese Erhöhung des Fettgehaltes mit dem Schlüpfen der Jungarbeiterinnen zu dieser Zeit in Verbindung gebracht werden kann, müssen künftige Untersuchungen erweisen. Ganz unbegründet erscheint eine solche Annahme nicht, da nach Weyer (1928) junge *Formica*-Arbeiterinnen einen stärker ausgebildeten Fettkörper besitzen als alte. Im Herbst werden erhebliche Lipidmengen eingelagert, so daß der absolute und relative Gehalt an Fett im Winter und zu Beginn des Frühjahrs sehr viel höher ist als zur Zeit des sommerlichen Minimums (vgl. Tab. 1).

Bei etwa der Hälfte der untersuchten Ameisenvölker nahm die Fettspeicherung einen deutlichen Vorrang gegenüber der Einlagerung sonstiger Reservestoffe (Kohlenhydrate, Eiweiß) ein; bei einigen Völkern wurden im Herbst sogar fast nur Lipide gespeichert. Bei anderen Völkern wiederum hielten sich die Speicherung von Fett und sonstigen Reservestoffen ungefähr die Waage.

Während des Winters konnte nur in einigen wenigen Fällen ein Abbau von Fett festgestellt werden; bei den weitaus meisten Völkern ließ sich während der winterlichen Ruheperiode keine Verringerung der gespeicherten Lipide nachweisen. Dieses Ergebnis bestätigt die Befunde Bausenweins (1960), der mit histologischen Methoden die jahreszeitlichen Veränderungen des Fettkörpers bei *Formica* untersuchte. Diese Feststellung mag überraschen, jedoch sind die *Formica*-Arten keineswegs die einzigen Insekten, bei denen die Fettreserven während des Winters weitgehend unangetastet bleiben. Busnel und Drilhon (1937) konnten die gleiche Erscheinung bei *Leptinotarsa*, Hochrainer (1942) bei *Pyrrhocoris* nachweisen. Auf der anderen Seite gibt es jedoch auch Insekten, bei denen im Winter erhebliche Fettmengen verbrannt werden, so etwa bei *Culex* (Buxton 1935). Vielleicht bestehen zwischen der Lebensweise und der Art der Überwinterung gewisse Beziehungen. *Culex*, die ohnehin im Frühjahr abstirbt, „kann es sich leisten“, die gespeicherten Lipide im Winter aufzubrauchen; *Leptinotarsa* hingegen muß im Hinblick auf die nahrungsarme Frühjahrszeit Reserven zurückbehalten. Das Gleiche gilt — in noch stärkerem Maße — für *Formica*. Für die *Formica*-Arten stellt das Fett also in erster Linie Reservestoff für die Geschlechtstieraufzucht im Frühjahr dar, nicht dagegen (oder nur in geringem Umfang) für die winterliche Ruheperiode.

L I T E R A T U R

- BAUSENWEIN, F., 1960: Untersuchungen über sekretorische Drüsen des Kopf- und Brustabschnittes in der *Formica rufa*-Gruppe. Acta societatis entomologicae czechosloveniae 57, 31—57. — BODINE, J. H., 1921: Factors influencing the water content and rate of metabolism of certain Orthoptera. J. exper. Zool. 32, 137. — BUSNEL, R. G. und DRILHON, A., 1937: Etude biochimique du *Leptinotarsa decemlineata* Say pendant l'hivernation. C. r. Soc. Biol. 124, 916—917. — BUXTON, P. A., 1935: Changes in the composition of adult *Culex pipiens* during hibernation. Parasitology 27, 263—265. — EDNEY, E. B., 1957: The water relations of terrestrial Arthropods. Cambridge. — GÖSSWALD, K. und KLOFT, W., 1960: Neuere Untersuchungen über die sozialen Wechselbeziehungen im Ameisenvolk, durchgeführt mit Radioisotopen. Zool. Beitr., N. F. 5, 519—556. — HOCHRAINER, H., 1942: Der Wassergehalt bei Insekten und die Faktoren, die denselben bestimmen. Zool. Jb., Abt. Phys. 60, 387—436. — MACIUCA, C., 1935: Variations saisonnières des graisses dans l'organisme de *Pyrrhocoris apterus*. C. r. Soc. Biol. Paris 119, 224—225. — SINGH, K. R. P. und BROWN, A. W., 1957: Nutritional requirements of *Aedes aegypti* L. J. Ins. Physiol. 1, 199—220. — WEYER, F., 1928: Untersuchungen über die Keimdrüsen bei Hymenopteren-arbeiterinnen. Z. wiss. Zool. 131, 345—501. — WIGGLESWORTH, V. B., 1955: Physiologie der Insekten. Basel und Stuttgart. — ZEBE, E., 1954: Über den Stoffwechsel der Lepidopteren. Z. vergl. Physiol. 36, 290—317.

D I S C U S S I O N

- J. PHIPPS: I noted some years ago that in *Locusta* after about the first week of adult life the sum of percent water + percent fat is fairly constant. This appears possibly to be true at your results, and I wonder whether it indicates a fundamental physiological relation.

THE NITROGEN ECONOMY OF THE PEA APHID, *ACYRTHOSIPHON PISUM* (Harr.), ON SUSCEPTIBLE AND RESISTANT VARIETIES OF PEAS, *PISUM SATIVUM* L.

J. L. AUCLAIR and J. B. MALTAIS

Research Laboratory
Research Branch, Canada Department of Agriculture, St. Jean, Que.

In earlier investigations at the St. Jean Laboratory on the factors of resistance of varieties of peas (*Pisum sativum* L.) to the pea aphid (*Acyrtosiphon pisum* Harr.) (reviewed by Auclair 1958b), it was established that the rates of growth and reproduction of aphids reared on the resistant varieties Laurier-12 and Melting Sugar were significantly lower than those on susceptible varieties Perfection and Lincoln, but comparable to those of aphids subjected to daily starvation periods (Auclair and Cartier, 1960). Results of other experiments (Auclair, Maltais and Cartier 1957) indicated that resistant varieties contained lower amounts, per unit weight, of free and total amino acids, and that the rates of aphid feeding and excretion on such hosts were significantly lower than those on susceptible varieties (Auclair 1959). In order to integrate those findings, an experiment was carried out on the nitrogen economy of pea aphids reared on susceptible and resistant hosts.

Materials and Methods

Pea plants grown under greenhouse conditions were prepared for honeydew experiments, and the aphid stock standardized as described earlier (Auclair 1958a). Groups of apterous virginoparae were reared from the early third instar to the adult stage on the susceptible pea variety Perfection and the resistant Laurier-12 and Melting Sugar, using ten aphids per plant and 34 plants per variety.

The rate of ingestion by aphids was determined indirectly by adding the body weight increase to the weight of the material lost through evaporation, respiration, excretion and moulting. Aphids were weighed at 0, 24, 48 and 72 hr to determine weight increase. The rate of body evaporation together with possible losses through respiratory gas exchanges were estimated by weighing groups of 40 third, fourth-instar nymphs, and non-bearing adults, placing them in small loose-mesh nylon cages in the greenhouse in close vicinity of pea plants, and weighing them again after 4 hr of fasting. The rate of weight loss per hr was then determined and assumed to be constant throughout each instar. All aphids weighed during the experiment were discarded after weighing. Exuviae were also weighed. Frequency and rate of honeydew excretion and the specific gravity of honeydew were determined as already described (Auclair 1958a, 1959). From the data obtained, the rates of sap ingestion and assimilation and of honeydew excretion, in mg per aphid per 10 hr, were computed as well as the per cent material excreted and assimilated from each variety. Methods of calculation and the results are presented in Table I.

Total nitrogen analyses of aphids, exuviae and honeydew were made using the micro-Kjeldahl technique as described by Kemmerer and Hallet (1927). The difference in nitrogen content between aphids at 0 and 72 hr, added to the nitrogen content of exuviae and honeydew lost during that period, gave the amount of nitrogen taken from the host, from which the rate of nitrogen ingestion in mg per aphid per 10 hr was computed. The rates and per cent of nitrogen excreted and assimilated were also calculated as shown in Table II.

These experiments and the calculations were carried out on the assumption that in vivo fixation of atmospheric nitrogen does not take place in the pea aphid. Results of experiments by Smith (1948), Lindemann (1948), and Mittler (1958), on the nutrition of various aphid species do not lend support to the hypothesis of Tóth (1940, 1946) on the fixation of atmospheric nitrogen by aphids through the agency of symbionts.

Results

The results on "food economy" are summarized in Table I. The data show that rates of growth, ingestion, excretion and assimilation by aphids on susceptible Perfection were significantly higher than those of aphids reared on resistant Melting Sugar. Moreover, a greater proportion of the material ingested was excreted and a lesser proportion assimilated by the aphids feeding on Perfection than on Melting Sugar. This would indicate that aphids on the resistant host were in a semi-starved

Table I.

The "food economy" of pea aphids reared on three varieties of peas (susceptible Perfection and resistant Laurier-12 and Melting Sugar)

Pea variety	Body weight increase a	Body evaporation b	Approx. weight of 2 exuviae c	Weight of honeydew d	TOTAL INGESTED OR e = a + b + c + d	Rate of ingestion $f = \frac{e \times 10}{72}$	Rate of excretion $g = \frac{d \times 10}{72}$	Rate of assimilation h = f - g	% excreted $\frac{g \times 100}{f}$	% assimilated $\frac{h \times 100}{f}$	% used for body weight increase $\frac{a \times 100}{e}$	Ratio Ingest./ excret. f/g
	mg/aphid/72 hr											
Perfection	1.49	1.99	0.04	5.11	8.63	1.20	0.71	0.49	59	41	17.3	1.7
Laurier-12	1.41	1.96	0.04	3.12	6.53	0.91	0.43	0.48	47	53	21.6	2.1
Melting Sugar	1.16	1.92	0.04	2.73	5.85	0.81	0.38	0.43	47	53	19.8	2.1

Table II.

The nitrogen economy of pea aphids reared on three varieties of peas (susceptible Perfection and resistant Laurier-12 and Melting Sugar)

Pea variety	Increase in N in aphid body A	N loss in exuviae C	N loss in honeydew D	TOTAL N INGESTED E = A + C + D	Rate of N ingestion $F = \frac{E \times 10}{72}$	Rate of N excretion $G = \frac{D \times 10}{72}$	Rate of N assimilation H = F - G	% N excreted $\frac{G \times 100}{F}$	% N assimilated $\frac{H \times 100}{F}$	% N used for body weight increase $\frac{A \times 100}{E}$	Ratio N ingested./ N excreted F/G
	micrograms/aphid/72 hr										
Perfection	25.3	3.3	23.0	51.6	7.2	3.2	4.0	44	56	49	2.3
Laurier-12	22.8	3.3	11.8	37.9	5.3	1.6	3.7	30	70	60	3.3
Melting Sugar	20.9	3.3	9.3	33.5	4.7	1.3	3.4	28	72	62	3.6

condition and utilized more of the lesser amounts of material ingested. This is substantiated by the fact that honeydew excreted by aphids on resistant Melting Sugar (and also Laurier-12) was less concentrated in free amino acids (Auclair 1959). Rates on Laurier-12 were intermediate between Perfection and Melting Sugar (Table I). These results agree with the fact that Laurier-12, under greenhouse conditions, has shown characteristics of a semi-resistant variety (Auclair 1959).

Results from Table II indicate that the rates of nitrogen ingestion, excretion and assimilation by aphids were higher on susceptible Perfection and lower on resistant Melting Sugar, with intermediate values for the semiresistant Laurier-12. Here again, a greater proportion of the nitrogen ingested was excreted and a lesser proportion assimilated by the aphids feeding on the susceptible than on the resistant hosts (percentages in Table II). This might indicate that aphids on the susceptible host ingested nitrogen in excess, perhaps in order to obtain enough of some essential nitrogenous compounds (or some other essential nutrients) present in low amounts in the diet. Aphids feeding on Perfection ingested 6.0 micrograms of nitrogen per mg of sap, whereas those feeding on Laurier-12 and Melting Sugar ingested 5.8 micrograms of nitrogen per mg of sap. The higher nitrogen intake on the susceptible host was therefore the result of: (1) a higher rate of sap ingestion, and (2) a slightly higher concentration of nitrogen in the sap (e. g. amino acids and amides). These results support the hypothesis of comparative nutritional deficiencies as contributing factors of resistance of peas to aphid attack.

The above results on the rate of assimilation agree with those of Mittler (1958) for the willow aphid, *Tuberolachnus salignus* (Gmelin), which assimilated considerably more nitrogen when developing on willows having a phloem sap rich in nitrogen than on willows having a phloem sap relatively poor in nitrogen. Mittler also reported the per cent nitrogen absorbed (and presumably assimilated) from phloem sap as ranging from 55 to 100, whereas Lasker (1959) reported for the silverfish, *Ctenolepisma lineata*, a per cent nitrogen assimilation ranging from 22 to 65. These values compare well with those presented in Table II for the pea aphid, where the per cent nitrogen assimilated varied from 56 to 72.

REFERENCES

- AUCLAIR, J. L. (1958a). Honeydew excretion in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptera: Aphididae). *J. ins. Physiol.* 2, 330—337. — AUCLAIR, J. L. (1958b). Developments in resistance of plants to insects. *Rep. ent. Soc. Ont.* (1957) 88, 7—17. — AUCLAIR, J. L. (1959). Feeding and excretion by the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptera: Aphididae), reared on different varieties of peas. *Ent. exp. et appl.* 2, 279—286. — AUCLAIR, J. L. and CARTIER, J. J. (1960). Effets comparés de jeûnes intermittents et de périodes équivalentes de subsistance sur des variétés résistantes ou sensibles de pois, *Pisum sativum* L., sur la croissance, la reproduction et l'excrétion du puceron du pois, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptères: Aphididés). *Ent. exp. et appl.* 3, 315—326. — AUCLAIR, J. L., MALTAIS, J. B. and CARTIER, J. J. (1957). Factors in resistance of peas to the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptera: Aphididae). II. Amino acids. *Canad. Ent.* 89, 457—464. — KEMMERER, G. and HALLETT, L. T. (1927). Improved micro-Kjeldahl ammonia distillation apparatus. *Ind. and Eng. Chem.* 19, 1295. — LASKER, Reuben (1959). Utilization and excretion of organic nitrogen by the silverfish, *Ctenolepisma lineata*. *J. ins. Physiol.* 3, 86—91. — LINDEMANN, C. (1948). Beitrag zur Ernährungsphysiologie der Blattläuse. *Z. vergl. Physiol.* 31, 112—133. — MITTLER, T. E. (1958). Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmelin) (Homoptera Aphididae). III. The nitrogen economy. *J. exp. Biol.* 35, 626—638. — SMITH, J. D. (1948). Symbiotic micro-organisms of aphids and fixation of atmospheric nitrogen. *Nature, Lond.*, 162, 930—931. — TÓTH, L. (1940). The protein metabolism of the aphids. *Ann. Mus. Hist.-nat. Hungar. Pars Zool.* 33, 167—171. — TÓTH, L. (1946). *The Biological Fixation of Atmospheric Nitrogen*. Budapest: Hungarian Museum of Natural Sciences.

DISCUSSION

J. S. KENNEDY: There is no difference of opinion between Kennedy and Mittler on one side and Banks and Nixon on the other, over the fact that the *aphid* controls its rate of sap intake; it is the work required for sap intake which we believe is done mainly by the plant. Dr. Auclair suggested that plant forces may have caused the reduced intake on resistant plants after starvation.

COMPARATIVE EFFECTS OF FASTING PERIODS, AND OF REARING PERIODS ON RESISTANT AND SUSCEPTIBLE PEA VARIETIES (*Pisum sativum* L.), ON THE GROWTH, REPRODUCTION AND EXCRETION OF THE PEA APHID, *ACYRTHOSIPHON PISUM* (Harr.)

J. L. AUCLAIR

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

Growth of pea aphids, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.), reared continuously on the resistant varieties Melting Sugar or Onward was comparable to that of aphids starved 10 to 12 hr daily. Growth of aphids reared on these resistant varieties 8 to 14 hr daily was comparable to that of aphids starved 4 to 8 hr daily. Aphids not reared continuously on the resistant varieties spent the remaining period of each day on the susceptible variety Perfection. Similar results were obtained when reproduction was measured. Aphid growth and reproduction on a resistant host were therefore similar to that of aphids subjected to semi-starvation. These results do not support the hypothesis that substances toxic to the aphid are present in the resistant host.

Following each period of fasting, the frequency and rate of excretion (and ingestion) of aphids placed on a susceptible host were more than doubled, as compared to checks. However, subsequent to fasting, no such increases in excretion were observed when aphids were placed on a resistant host. These results suggest that sap ingestion can be increased when the starved aphid is feeding on a susceptible host, but cannot be increased when it is feeding on a resistant one. The mechanism of sap ingestion by the pea aphid on a susceptible host is discussed.

DISCUSSION

H. C. CHIANG: The total duration for development.

AUCLAIR: 8 days under the experimental conditions.

What were the total amounts of excretion during a 24-hour period of aphids under the two experimental condition: a) 8 hours starvation and 16 hours on susceptible plant. b) 8 hours on resistant plant and 16 hours on susceptible plant.

AUCLAIR: a) It was 19.6 microliters. b) It was 14.4 microliters of honeydew.

ON THE ELIMINATION OF RADIOACTIVE ISOTOPES (desorption) IN SOME AQUATIC INVERTEBRATES

A. B. GETSOVA

A series of myens papers was dedicated to the study by means of the method of tracer atoms of the accumulation of different chemical elements from aquatic solutions.

The data adduced are of great practical importance since they help to elucidate the contents of radioactive isotopes in water bodies polluted by radioactive substances.

The elucidation of the question on the desorption rate of chemical elements from living organisms is of no less importance in a practical respect. There are no data at all on the desorption in aquatic invertebrates.

Some tests permitting to answer the question on the duration of the maintenance of radio-isotope studied in a living organism after its transference from the polluted medium into clear water were carried out on some representatives of aquatic insects: *Culex pipiens pipiens* L. and *Halesus interpunctatus* Zett. It is known from literary sources that biocemplexons, particularly the sodium salt of ethylene — diamine — tetra — acetic acid (EDTA) favour the isolation of incorporated radio-isotopes. Special tests were carried out to answer the question on the acceleration rate of elimination isotopes from fresh — water organisms at the introduction of EDTA into clear water.

All the tests were carried aut in glass aquaria with lake water to which the following fission isotopes were added: Sr^{90} , Ru^{106} , Cs^{137} , Ce^{144} .

In table I there are given quantitative data (the number of impulses per minute per 1 gm of dry weight) of the concentration of different radio-isotopes taken at different time on the desorption of mosquitos' larvae of the 4th instar and the percentage of desorption with the E.D.T.A. solution and clear water.

It is clear from the table that though the percentage of radio-substances left in the organism on the 8th day is small, their concentration is quite significant, e. g. on the 30th day for Ce^{144} —0.3% makes 44000 imp/m per 1 gm of dry weight. From 4 elements investigated the elimination of Ce^{144} proceeds most rapidly, while that of Sr^{90} —proceeds most slowly.

EDTA favours the elimination of radioactive substances in all the cases excluding Sr^{90} .

In table 2 there are given data on the desorption of radioactive substances in larvae of caddis-flies for its house, its body proper and the whole caddis-fly respectively. In the last column of the table the percentage of desorption is designated.

It is clear from the table that as well as in tests with mosquitos a rather significant amount of radioactive substances is left in the organism of an insect and that EDTA (excluding Sr^{90}) accelerates their elimination. Desorption in caddis-flies in the tests without EDTA proceeds by means of surface desorption, mainly on account of elimination of radioactive substances from the houses. Especially this is typical for Sr^{90} . In the tests with EDTA the process of desorption in the body proper and in the house of Sr^{90} and Ce^{144} proceeds approximately in the same way. In the case of Cs^{137} (both with E.D.T.A. and without it) in the body of caddis-flies about 50% of radioactive substances are left; in the houses E.D.T.A. increases the percentage of desorption.

Thus we see that the elimination of radioactive substances from aquatic insects as well as in case of accumulation proceeds in different ways and depends on the chemical element and on the species of the animal.

For instance, in mosquitos most slowly is eliminated Sr^{90} , in caddis-flies — Cs^{137} .

Table 1.

Dynamics of the elimination of radio-isotopes in larvae of *Culex pipiens pipiens* in clear water and in the solution of E. D. T. A.

Ele- ment	Days after beginning of test	8				20				30			
		in clear water		in E.D.T.A. solution		in clear water		in E.D.T.A. solution		in clear water		in E.D.T.A. solution	
				concen- tration	% of desorp- tion			concen- tration	% of desorp- tion			concen- tration	% of desorp- tion
initial concentration		concen- tration	% of desorp- tion	concen- tration	% of desorp- tion	concen- tration	% of desorp- tion	concen- tration	% of desorp- tion	concen- tration	% of desorp- tion	concen- tration	% of desorp- tion
Sr ⁹⁰	110,000	6,100	94.4	17,000	84.5	6,200	94.4	8,900	91.9	—	—	1,870	98.3
Ru ¹⁰⁶	620,000	50,000	91.9	20,400	96.7	12,300	98.0	6,650	99.0	5,500	99.1	3,330	99.5
Cs ¹³⁷	165,000	10,000	93.9	3,400	98.9	2,500	98.5	1,200	99.3	4,610	97.2	2,500	98.5
Ce ¹⁴⁴	14,600,000	440,000	97.0	18,800	99.9	368,000	97.5	93,000	99.4	44,000	99.7	96,000	99.3
mean the absence of experimental materials													

Table 2.

Final concentration and percent of desorption of three radio-isotopes in larvae of *Halesus interpunctatus* in clear water and E.D. T. A. solution

Element		in clear water				in E.D.T.A. solution				% of desorption			
		initial concen- tration		final concen- tration		initial concen- tration		final concen- tration		in clear water		in E. D. T. A. solution	
Sr ⁹⁰	houses	690,000		31,600		340,000		48,000		95.4		85.9	
	body proper	5,400		3,810		7,000		1,200		28.5		82.8	
	the whole caddis-fly	139,000		12,100		104,000		19,200		91.3		81.5	
Cs ¹³⁷	houses	10,000		1,160		25,600		720		88.4		95.7	
	the body proper	9,500		4,250		15,900		7,060		55		55.5	
	the whole caddis-fly	9,500		2,900		19,000		4,400		69.7		76.8	
Ce ¹⁴⁴	houses	292,500		63,000		173,000		13,000		92.5		97.2	
	the body proper	32,800		12,800		44,200		645		61		98.5	
	the whole caddis-fly	135,000		34,600		93,500		5,600		74.4		94.1	

The complexson E.D.T.A. entering the stable combination accelerates the desorption from the organism of an animal of radio-isotopes studied, the only exception being Sr^{90} , which is characterized by a weak constant of stability in the presence of E.D.T.A.

Naturthstanding the high percentage of desorption, a great number of radioactive substances are taken out by imagos, which at their larval stage were transfered from a radioactive medium into clear water.

The study of the process of desorption in aquatic organisms is of great importance in a practical respect and requires further investigations aimed at solving the question on physiological mechanisms of this phenomenon.

EINBLICKE IN DIE SPEICHELAUSSCHIEDUNG BEI MYZUS ASCALONICUS DONC. MIT HILFE DER TRACER-METHODIK

W. KLOFT und H. KUNKEL

Die Speichelausscheidung der Aphiden ist nicht nur ein im Zusammenhange mit dem Mechanismus der Nahrungsaufnahme überaus interessantes physiologisches Problem, sondern interessiert auch aus phytopathologischen Gründen. Einmal können die verschiedenen Speichelinhaltsstoffe¹ eine Wirkung auf das besogene Pflanzengewebe besitzen und außerdem steht der Speichel in Zusammenhang mit der Übertragung pflanzlicher Viren durch Aphiden. Eine genauere Kenntnis des zeitlichen Verlaufes der Speichelausscheidung sowie des zwischen Aufnahme eines Stoffes mit der Nahrung und dessen Wiederausscheidung mit dem Speichel liegenden Zeitraumes ist daher im Rahmen der Probleme der landwirtschaftlichen Entomologie bedeutsam.

Wegen der überaus geringen Mengen, die bei phloemsaugenden Aphiden sezerniert werden (Kloft 1956, 1960), kann nur eine Bearbeitung mit Hilfe der Tracer-Methodik Erfolg bringen. Wir benutzten P^{32} als Orthophosphat in isotonischer Lösung (pH 6–7) zur Markierung von Stoffaufnahme und Exkretion durch den Speichel. Bei allen hier dargestellten Versuchen wurde mit jungen apteren Imagines von *Myzus ascalonicus* gearbeitet, die auf jungen, in der P^{32} -haltigen Lösung stehenden Schnittlauchhalmen (*Allium schoenoprasum* L.) saugten. Die für unsere Zwecke erforderliche hohe Aktivität wurde bei einer spezifischen Aktivität von ca. 6,6 mC/ml am besten erreicht. Soweit die Radioaktivität gemessen wurde, erfolgte die Messung unter β -Glockenzählrohren (Typ FHZ 15, Flächendichte 1,3 mg/cm² in Verbindung mit Zählwerken FH 49 und FH 90 der Firma Frieske & Höpfner). Zur Messung lebender Tiere wurden diese in Rückenlage mit einem Wassertropfen auf einem Objektträger fixiert. Bei allen Manipulationen wurden durch häufigen Wechsel des Arbeitsgerätes sorgfältig Kontaminationen vermieden.

1. Der zeitliche Verlauf der Speichelinjektion in die Pflanze

Zuerst war zu klären, ob von den Läusen während der ganzen Anstichzeit kontinuierlich Speichel in das Pflanzengewebe ausgeschüttet wird. Zu diesem Zwecke wurden die auf Schnittlauch rund 24^h aktivierten Aphiden zunächst auf sehr feuchtes Filtrierpapier verbracht, um an den Tarsen anhaftende Aktivität abzuwaschen (Marek, 1959). Sodann wurden die Tiere zunächst auf ein junges Veilchenblatt² gesetzt, welches als Zwischenpassage äußerlich anhaftende Aktivität von den Stechborsten abstreifen

¹ Über die besondere phytopathologische Bedeutung freier Aminosäuren aus dem Speichel phytosuger Insekten wird im Rahmen dieses Kongresses an anderer Stelle berichtet (Kloft, Symposium of Insect Chemistry).

² Aus meßtechnischen Gründen sind die ebenfalls von der Art angenommenen planen Blätter von *Viola odorata* L. günstiger als Schnittlauchhalme.

sollte. Anschließend wurden sie auf weitere nicht aktive Veilchenblätter verbracht; die in diesen deponierte Aktivität (durch den Speichel eingebracht) wurde gemessen und in zeitliche Abhängigkeit zum äußerlich sichtbaren Einstich gebracht. Im Detail wurden die Ergebnisse bereits dargestellt (Kloft 1956; 1960), hier sei nur darauf verwiesen, daß die Speichelausschüttung in Phasen erfolgt, die mit dem Einstechen und Ziehen der Stechborsten in Zusammenhang stehen. Die erste Phase erfolgt beim Einstechen und ist nach etwa 8 Minuten beendet, die zweite annähernd gleich starke Speichelausschüttung erfolgt beim Ziehen der Stechborsten, wobei das Sekret vielleicht als Gleitmittel wirkt. Zwischen diesen Phasen scheint keine Sekretion zu erfolgen, was bei der Nahrungsaufnahme im Phloem auch nicht notwendig sein dürfte.

Dieses Ergebnis wurde bei einem Teil der Gesamtversuchstiere gewonnen. Die Nahrungsaufnahme selbst kann (in offenbarem Zusammenhang mit der 1. Phase der Speichelausschüttung) 6—8 Min. nach dem Einstich schon beginnen (Kloft, 1960). Es wurde festgestellt, daß nach 10 Min. 5—10% der Versuchstiere schon eine erhebliche Aktivität aufweisen können, die nur als Nahrungsaufnahme aus dem Phloem gedeutet werden kann. Zu diesen 5—10% sind bei unserer Kurve (bei der vorliegenden Untersuchung) noch die Tiere hinzuzuziehen, die das Phloem verfehlen, aber eine bestimmte — wohl von der Stechborstenlänge abhängige — Eindringtiefe erreichen, bei der die Speichelinjektion so erfolgen könnte wie beim Erreichen des Phloems selbst. Roberts (1940), Watson und Nixon (1953) und Bradley (1956) kommen bei anderer Versuchstierart (*Myzus persicae*) und anderer Wirtspflanze zu ähnlichen Ergebnissen. Bradley fand mit einer völlig anderen Methodik, daß zwischen 1—10 Minuten Saugzeit rund 10%, zwischen 11—20 Min. rund 40% der Tiere mit ihren Stechborsten die Phloemtiefe erreichen. Zwei Faktoren also bewirken eine unterschiedliche lange Verzögerung der Nahrungsaufnahme: erstens unterschiedliche Eindringungsgeschwindigkeit und zweitens Fehlstiche.

2. Die Zeitdauer zwischen Aufnahme des Tracers mit der Nahrung und seiner Ausscheidung im Speichel

Zur Ermittlung des Zeitraumes, der vergeht, bis der aus dem radioaktiven Schnitlauch aufgenommene Tracer erstmalig wieder mit dem Speichel ausgeschieden wird, wurde jeweils mit Gruppen von rund 11 Aphiden gearbeitet. Als Zeitpunkt des Beginns der Nahrungsaufnahme wurde 2,5 Min. nach dem ersten Aufsetzen gewertet (direkt von der bisherigen Wirtspflanze). Innerhalb von 5 Minuten saßen alle Läuse in typischer Saughaltung. Sie wurden nach Abnahme von der radioaktiven Saugquelle zunächst gemessen, nur Tiere mit genügend hoher Aktivität (= tatsächlicher Nahrungsaufnahme) wurden weiter verwendet.

Als Zeiten wurde der Zeitpunkt genommen, an dem die Läuse von einem Veilchenblatt entfernt wurden, auf welches sie zur Kontrolle etwa schon vorhandener Aktivität des Speichels nach entsprechender äußerlicher Reinigung und einer oben geschilderten Zwischenpassage verbracht worden waren. Auf dem Testblatt wurden die Tiere nach Einnahme der Saughaltung etwas über 10 Min. belassen und dann mit einem Pinsel zu langsamem Ziehen der Stechborsten (zweite Speichelphase!) veranlaßt. Die Tiere wurden meistens in gleicher Weise auf zwei weitere Veilchenblätter übertragen, so daß jede Gruppe zu 2—3 Anstichversuchen (bei zunehmender Zeit zwischen Aufnahmebeginn und Speichelausscheidung) verwendet wurde.

Wegen der geringen zu erwartenden Speichelmengen (Übergänge von schwächeren zu stärkeren Aktivitäten) wurde der Nachweis in allen Fällen autoradiographisch geführt, nachdem die Blätter bei 60°C getrocknet waren. Es wurden 29 Versuchsserien durchgeführt, deren Anstiche zu 76 verschiedenen Zeitpunkten zwischen 50 Min. und 12 Stunden ausgewertet wurden (Abb. 1). Die Temperatur lag zwischen 22—24°C.

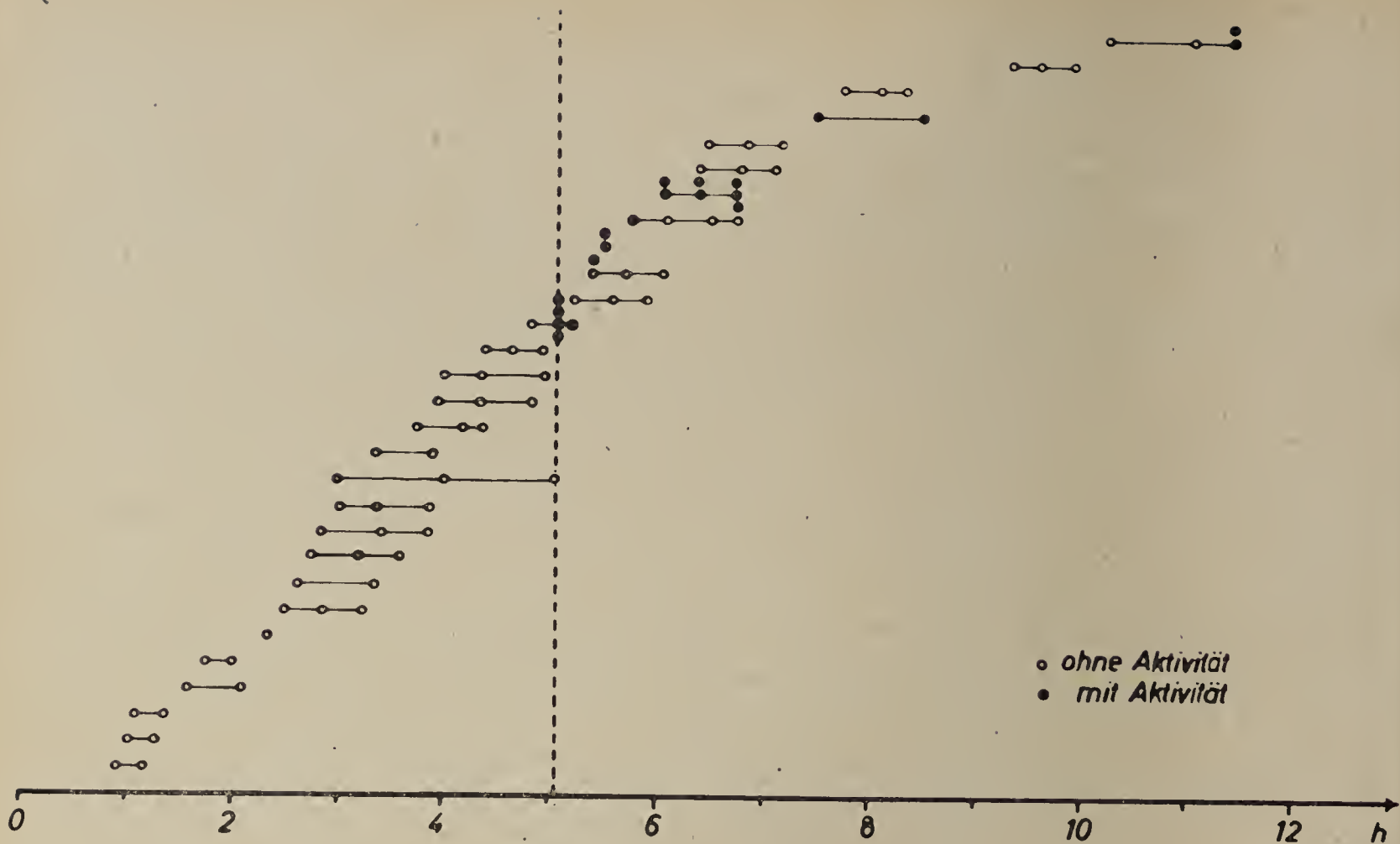


Abb. 1. Darstellung der Untersuchungen zur Ermittlung des Zeitraumes zwischen Aufnahme (Beginn bei Zeitpunkt 0) des P^{32} mit der Nahrung und seiner Ausscheidung durch den Speichel. Jeder Kreis bedeutet den Zeitpunkt, zu dem eine Läusegruppe den Testanstoß beendet hatte, Versuchsgruppen mit den gleichen Tieren sind durch eine horizontale Linie verbunden. Die senkrecht gestrichelte Linie gibt die zeitliche Grenze des erstmaligen Auftretens von Speichelaktivität an.

Die erste Speichelaktivität ist nach etwa 5 Stunden feststellbar. Dieser Zeitraum ist bei dem verwendeten Temperaturbereich von $22-24^{\circ}\text{C}$ als Mindestdauer zwischen Aufnahme von markiertem Phosphat und dessen Wiederausscheidung mit dem Speichel anzusehen. Dazwischen muß die Resorption im Darmsystem, der Transport mit der Haemolymphe, die Aufnahme durch die Speicheldrüsenzellen und die Sezernierung mit dem Speichel liegen. Auffällig ist vor allem, daß nach 5 Stunden durchaus nicht alle Anstiche radioaktiv sind. Hierfür kommen mehrere Erklärungsmöglichkeiten in Betracht:

a) Der wahrscheinlichste Fall ist hier wohl, daß die Tiere zwar die Saughaltung eingenommen haben, aber gar nicht oder kaum einstechen. Es muß nämlich damit gerechnet werden, daß die Saughaltung, nach der allein ja von außen her der Anstich bewertet werden kann, zugleich auch eine Ruhehaltung ist (bei nicht versenkten wie wohl auch bei versenkten Stechborsten). Bei der ständigen Beunruhigung der Tiere durch die Manipulationen wäre das nicht erstaunlich.

b) Die Stoffwechselintensitäten der Gesamttiere und besonders der Speicheldrüsen im Zusammenhang mit der diskontinuierlichen Speichelabgabe sind unterschiedlich.

c) Die Tiere ohne radioaktiven Speichel nach 5 Stunden haben das Phloem des radioaktiven Schnittlauchs erst sehr spät erreicht. Nach unseren ebenfalls mit der Tracermethodik erzielten Untersuchungen, dauert es etwa 4 Stunden bis alle apteren Imagines unserer Versuchstierart auf *Allium schoenoprasium* Nahrung aufgenommen haben (Kloft und Kunkel, unpubl.)³.

³ Diese Untersuchungen werden an anderer Stelle ausführlich publiziert, hier sei nur kurz auf das Ergebnis verwiesen und zu dessen Verdeutlichung im Referat eine — nicht zum Druck gegebene — graphische Darstellung demonstriert.

DISKUSSION

Wie einführend angedeutet wurde, geben die im zweiten Abschnitt dargestellten Ergebnisse einen Hinweis für das Problem der Übertragung *persistenter Viren*, die den gleichen Weg machen müssen wie der Tracer. Der von uns gemessene Zeitraum ist der sog. Celationszeit (Heinze, 1947) gleichzusetzen. Natürlich sind wir uns darüber im klaren, daß es sich hier um eine anorganische Verbindung handelt, die als Modell gewertet wird. Allerdings muß nach Untersuchungen unseres Kollegen P. Ehrhardt (unpubl.) damit gerechnet werden, daß das ausgeschiedene Phosphat zum großen Teil auch in organischer Bindung vorliegt. Der Befund, daß auch nach den 5 Stunden nicht alle Anstiche radioaktiv sind, mag zu erklären helfen, weswegen bei Celationszeitbestimmungen in der Virologie der Prozentsatz gelungener Infektionen sehr unterschiedlich und nie sehr hoch ist. Hier soll nicht näher darauf eingegangen werden.

Unter den persistenten resp. semipersistenten Viruskrankheiten gibt es einige, deren Celationszeit auffallend kurz ist. Hierzu gehört Beta Virus 4, das übrigens experimentell außer von 11 anderen Aphiden (Heinze, 1951, 1960) auch von *Myzus ascalonicus* übertragen wird (Doncaster und Kassanis, 1946; Kassanis, 1947). Nach der tabellarischen Übersicht von Heinze (1951) wird das Virus meistens nach 6 Stunden, gelegentlich früher, übertragen. Die geringe Spezifität dieses Virus und die auffallend mit unserem Ergebnis übereinstimmende Celationszeit deuten auf einen ähnlichen Vorgang wie die P^{32} -Ausscheidung hin. Einige Angaben über Dauerüberträger des Virus brauchen nicht gegen diese Vermutung zu sprechen. Bei Aphiden gibt es noch weitere, ähnliche Beispiele, z. B. beim Pisum Virus 1, dazu kommen noch in gleicher Größenordnung wie unser gemessener Zeitraum liegende Celationszeiten in vielen Fällen bei Zikaden, Psylloiden und Aleurodiden (siehe Heinze, 1951, 1957). Bei Aphididen erschweren diese Befunde die Deutung einer kleineren Celationszeit als 5 Stunden (für 22—24°C), zumindest für etwaige Dauerüberträger.

LITERATUR

- BRADLEY, R. M. E., 1956: Effect of the depth of stylet penetration on aphid transmission of potato virus. *Canad. J. Microbiol.* 2, 539—547. — DONCASTER, J. P. & KASSANIS, B., 1946: The shallot aphid, *Myzus ascalonicus* Doncaster, and its behaviour as a vector of plant viruses. *Ann. appl. Biol.* 33, 66—68. — HEINZE, K., 1951: Die Überträger pflanzlicher Viruskrankheiten (eine tabellarische Übersicht). *Mitt. biol. Zentralanst. Land- u. Forstwirtschaft. Berlin-Dahlem* 72, 1—127. — HEINZE, K., 1957: Das pflanzliche Virus in Überträger und seine Einbringung in die Pflanze. *Z. f. Angew. Zool.* — 44, 187—227. HEINZE, K., 1960: Versuch zur Übertragung nicht persistenter und persistenter Viren durch Blattläuse. *Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd. Braunschweig* 22, 119—121. — KASSANIS, B., 1947: Studies on dandelion yellow mosaic and other virus diseases of lettuce. *Ann. appl. Biol.* 34, 412—421, 1947. — KLOFT, W., 1956: Untersuchungen über pflanzensaugende Insekten und Reaktionen des Wirtspflanzengewebes. *Ber. d. Physikal.-Med. Ges. Würzburg, N. F.* 68, 64—72. — KLOFT, W., 1960: Wechselwirkungen zwischen pflanzensaugenden Insekten und den von ihnen besogenen Pflanzengeweben (Habilitationsschrift 1956). *Angew. Ent.* 45, 337—381 und 46, 42—70. — MAREK, J., 1959: Einstich- und Saugverhalten der Zwiebellaus *Myzus ascalonicus* Donc. und die Wirkung ihrer Stiche auf pflanzliche Zellen und Gewebe. Unpubl. Dissertation, Würzburg. — ROBERTS, F. M., 1940: Studies on the feeding methods and penetration rates of *Myzus persicae* Sulz., *Myzus curcumflexus* Buckt, and *Macrosiphum gei* Koch. *Ann. appl. Biol.* 27, 348—358. — WATSON, A. und NIXON, H. L., 1953: Studies on the feeding of *Myzus persicae* (Sulz.) on radioactive plants. *Ann. appl. Biol.* 40, 537—545.

DISKUSSION

HEINZE: Das als Beispiel angeführte Virus der Vergilbungs Krankheit der Rübe ist ein semipersistentes Virus, das sich längstens 5 Tage im (oder am) Überträger hält. Ob sich die Tracer-Methoden zur Feststellung der kürzesten Celationszeiten für persistente Viren benutzen und in Vergleich setzen lassen, erscheint mir etwas fraglich. Die Prozesse im Insekt sind bei diesen Viren sehr viel komplizierter und wahrscheinlich mit Umwandlungsprozessen verknüpft.

KERATINASE IN INSECTS

R. F. POWNING and H. IRZYKIEWICZ

Introduction

Studies of the fate of organic materials in nature have provided some interesting examples of digestion, but the mechanisms involved in these processes are not always immediately clear. Microorganisms and insects are often responsible for the disposal and utilisation of organic matter, and they can derive nutritional benefit from a large number of materials such as cellulose, chitin, collagen, keratin etc. Lignin is an interesting exception since it is not greatly effected by either insects or microorganisms. In the Animal Kingdom only a few species of insects are capable of degrading and utilising keratin, which is the protein of horn, hair, feathers and wool. The most important of these insects are the clothes moths and the carpet beetles, presumed to possess a "keratinase" although they are quite unrelated and somewhat different in their general physiology.

Hydrolytic enzymes are frequently named after substrates, but "keratinase" is not easily defined with the data available up to the present. In the degradation of simple substrates such as sucrose a complete reaction may occur because the bonds which are broken are all alike, but protein molecules are broken down in a much more complicated manner. Although the peptide bonds of protein are similar the surrounding atoms and groups are very variable, and this variability may be correlated with the specificity of proteolytic enzymes. Thus, proteases do not necessarily hydrolyse all of the peptide bonds in a protein but only those for which there is a chemical affinity.

Keratin is one of the most complex forms of protein as it consists of a three dimensional lattice of peptide chains cross linked by disulphide bonds, the sulphur atoms of which reside in cystine in the chains. Wool consists of a number of proteins varying in amino acid composition and sulphur content. In general, proteolytic enzymes can only solubilise up to about 10 per cent of wool (Alexander and Hudson 1950), so, if it is assumed that this fraction of wool is a simpler protein than keratin, then it follows that these proteases cannot be called keratinases. No known enzyme can digest 100 per cent of wool unaided, however any enzyme which digests considerably more than 10 per cent may be considered to have keratinase activity.

If the disulphide bonds of wool are broken by a variety of methods, such as oxidation or reduction, the peptide chains separate and the wool becomes digestible (Geiger et al. 1941). This is also true for other proteins such as ribonuclease which is digested by trypsin after the S. S. bonds are broken (Hirs 1956).

A firm foundation for the work with insects was laid down in 1936 by Linderstrøm-Lang who was assisted by F. Duspiva. They showed that the clothes moth (*Tineola bisselliella* Humm.) larval midgut has an oxidation-reduction potential of -300 m. v. at about pH 10 (Linderstrøm-Lang and Duspiva 1936). More recently it has been found that the gut of three species of carpet beetles has an oxidation reduction potential of -200 m. v. at pH 7 (Waterhouse 1952). Linderstrøm-Lang and Duspiva demonstrated that digestion of wool *in vitro* by the clothes moth protease alone was negligible, but in the presence of thioglycollate the wool was largely digested. This led to the suggestion that a reducing agent was an integral part of the keratin-digesting system in the clothes moth.

Experimental

In order to determine more clearly the part played in keratin digestion by the midgut protease of the clothes moth we purified *Tineola* larval homogenates so that the final enzyme solution had the same activity as that found in the original midgut. When mid-portion merino wool, cleaned by cold solvent extraction and water washing, was subjected to the action of this preparation, considerable digestion occurred. In a period of 48 hr under the alkaline conditions of the test, about 25 per cent of the protein nitrogen was solubilised (Table I). The maximum amount of digestion observed in these experiments was about 35 per cent in 96 hr at pH 10. An increase of pH above 10 increased wool digestion but this may be explained on the basis of alkaline degradation. In these experiments, no digestion of wool by crystalline trypsin was observed.

When the wool was subjected to the combined effects of the protease preparation and the $-SH$ groups of added cysteine there was a marked increase in digestion. With the higher concentrations of cysteine the digestion rate was so rapid that in 2 hr very considerable digestion had already occurred (Table II).

Table I.
Digestion of wool by *Tineola* protease

Exp.	pH	Time (hr)	% digestion
1	10.0	8	5
	10.0	18	8
	10.0	48	25
	10.0	96	35
2	9.4	48	20
	9.8	48	24
	10.2	48	33

0.4 ml buffered enzyme (0.25 M $\text{Na}_2\text{CO}_3\text{-HCl}$), 10 mg wool.
Digestion at 37°C. under anaerobic conditions.
Digestion was measured as per cent protein-nitrogen solubilised.

Table II.
Effect of cysteine on digestion of wool by *Tineola* protease

Conc. cysteine	% digestion
0	17
2.5 10^{-2} M	80
6.3 10^{-2} M	99

Reaction mixture and conditions as for Table I—pH 10.
Time 48 hr.
Cysteine controls without enzyme showed no significant digestion.

Discussion

It is evident that, without the aid of agents specifically chosen to disrupt the disulphide bonds, the clothes moth protease preparations used in these experiments could cause much more digestion of wool than has been demonstrated for other well known proteases. On this basis this enzyme possesses keratinase activity. However, the keratin digesting insects are able to digest up to 86 per cent of wool ingested (Waterhouse 1958) and the action of the protease alone is insufficient to account for this. Perhaps the term "keratinase" is more correctly applied to the natural system which is composed of a protease and a separate reducing system.

An interesting parallel to the insect digestion of wool is its destruction by the soil microorganism *Streptomyces fradiae*. Dr. Nickerson and his colleagues at the Institute of Microbiology, Rutgers University, U.S.A., have shown that this organism can digest up to 90 per cent of ethylene oxide sterilised wool in 8 days (Noval and Nickerson 1959a). If wool is incubated with the medium filtrate from *S. fradiae* cultures growing on wool, about 20 per cent loss of protein occurs (Noval and Nickerson 1959b). Evidently this protease also has keratinolytic activity, but the difference in the digestibility of wool between the live cultures of *S. fradiae* and the culture medium is considerable. Again, since —SH groups may be demonstrated in the culture medium in the early stages of digestion of wool by the *Streptomyces* (Noval and Nickerson 1959a), it would appear that reduction of keratin disulphide bonds is a key process in digestion by the mycelium, but not by the protease.

The mechanism of reduction of the disulphide bonds of keratin both by insects and *Streptomyces* is not yet clear. Xanthine oxidase (Irzykiewicz 1955), cysteine desulphy-

drase (Powning 1954) and urea (Powning 1953) do not appear to take any major part in the insect digestion, and it appears that the protease of the clothes moth is not itself activated by the gut conditions (Powning, Day and Irzykiewicz 1951). However, recent work on the clothes moth has revealed an enzyme which catalyses the reduction of cystine by the pyridine coenzymes (Powning and Irzykiewicz 1959, 1960), and a similar enzyme has also been demonstrated in the mycelium of *S. fradiae* (Powning unpubl.). We feel that any enzyme capable of reducing disulphide bonds of a simple compound like cystine may be involved in keratin digestion since disulphide-sulphydryl interaction is a common and rapid reaction.

REFERENCES

- ALEXANDER, R., and HUDSON, R. F. (1950). "Wool—Its chemistry and Physics". (Reinhold: New York). — GEIGER, W. B., PATTERSON, W. S., MIZELL, L. R., and HARRIS, M. (1941). *J. Res. Nat. Bur. Stand.* 27, 459—68. — HIRS, C. H. W. (1956). *J. Biol. Chem.* 229, 611. — IRZYKIEWICZ, H. (1955). *Aust. J. Biol. Sci.* 8, 369—77. — LINDERSTRØM-LANG, K., and DUSPIVA, F. (1936). *C. R. Lab. Carlsberg Ser. chim.* 22, 53—83. — NOVAL, J. J., and NICKERSON, W. J. (1959a). *J. Bacteriol.* 77: 251—63. — NOVAL, J. J., and NICKERSON, W. J. (1959b). In "Sulphur in Proteins". Ed. R. Benesch. (Academic Press: New York). — POWNING, R. F., (1953). *Aust. J. Biol. Sci.* 6, 109—117. — POWNING, R. F. (1954). *Aust. J. Biol. Sci.* 7, 308—18. — POWNING, R. F., DAY, M. F. and IRZYKIEWICZ, H. (1951). *Aust. J. Sci. Res. Ser. B.* 4, 49—63. — POWNING, R. F. and IRZYKIEWICZ, H. (1959). *Nature*. 284, 1230—1. — POWNING, R. F., and IRZYKIEWICZ, H. (1960). *Aust. J. Biol. Sci.* 23, 59—68. — WATERHOUSE, D. F. (1952). *Aust. J. Sci. Res. Ser. B.* 5, 444—49. — WATERHOUSE, D. F. (1958). "Advances in Pest Control Research", p. 207—62 (Interscience Publishers Inc.: New York).

I TUBI MALPIGHIANI NELLA FEMMINA ADULTA DEI DIASPINI (Hemiptera Omoptera Coccoidea)

(Vide tavola XIX e XX)

BACCIO BACCETTI

Stazione di Entomologia agraria. Firenze, Italia

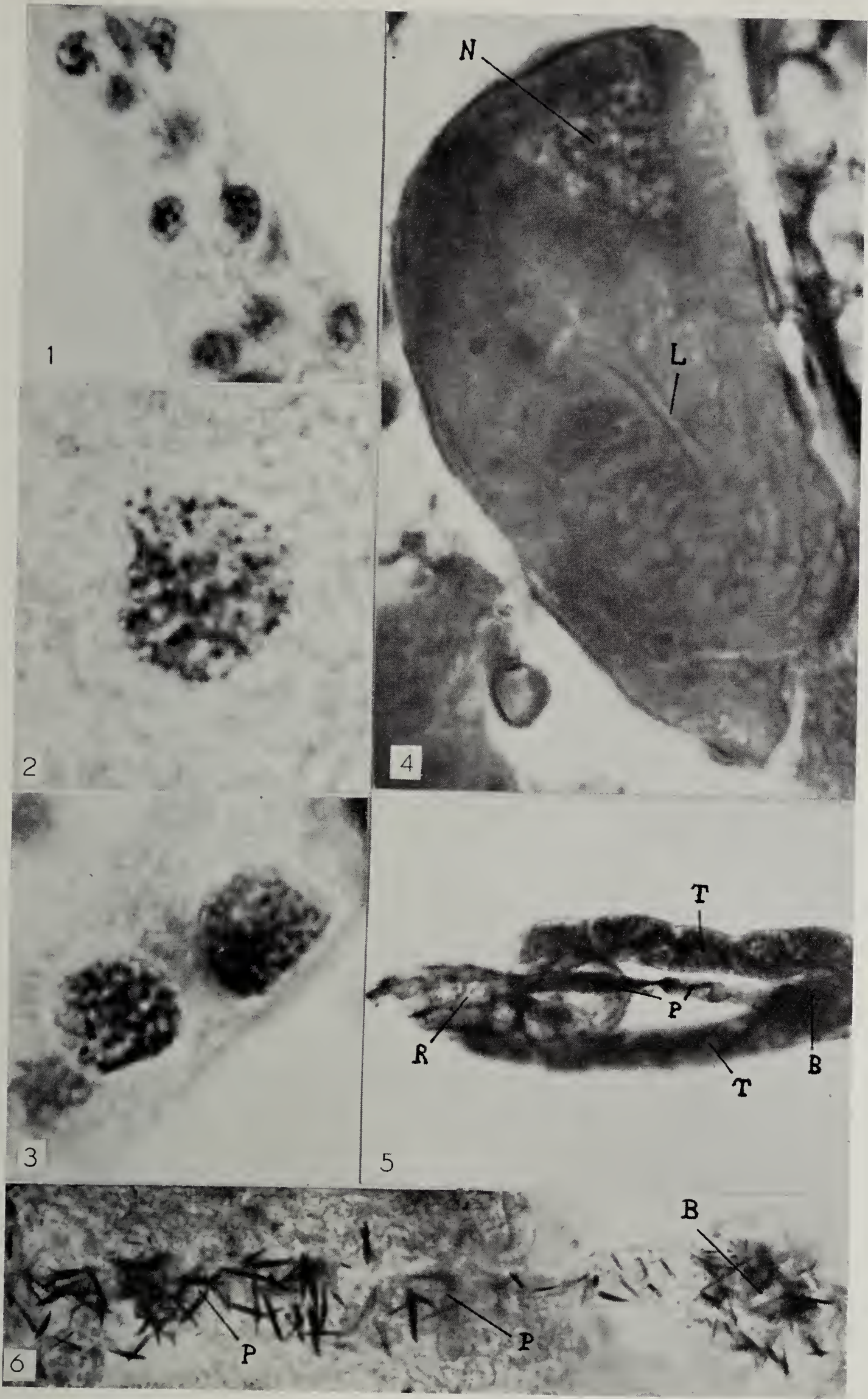
Premessa

Dopo alcuni anni di incertezze, che improntavano in parte anche il primo volume del trattato di Balachowsky (1937), la fondamentale monografia di Pesson (1944) risolveva il problema delle connessioni anatomiche fra parte anteriore e posteriore dell'intestino nelle femmine dei *Diaspini*, praticamente riconducendolo alle posizioni alle quali era stato lasciato da Berlese (1896), contro la opinione di Childs (1914), di Nel (1933) e di Balachowsky (1937) stesso, ed in accordo

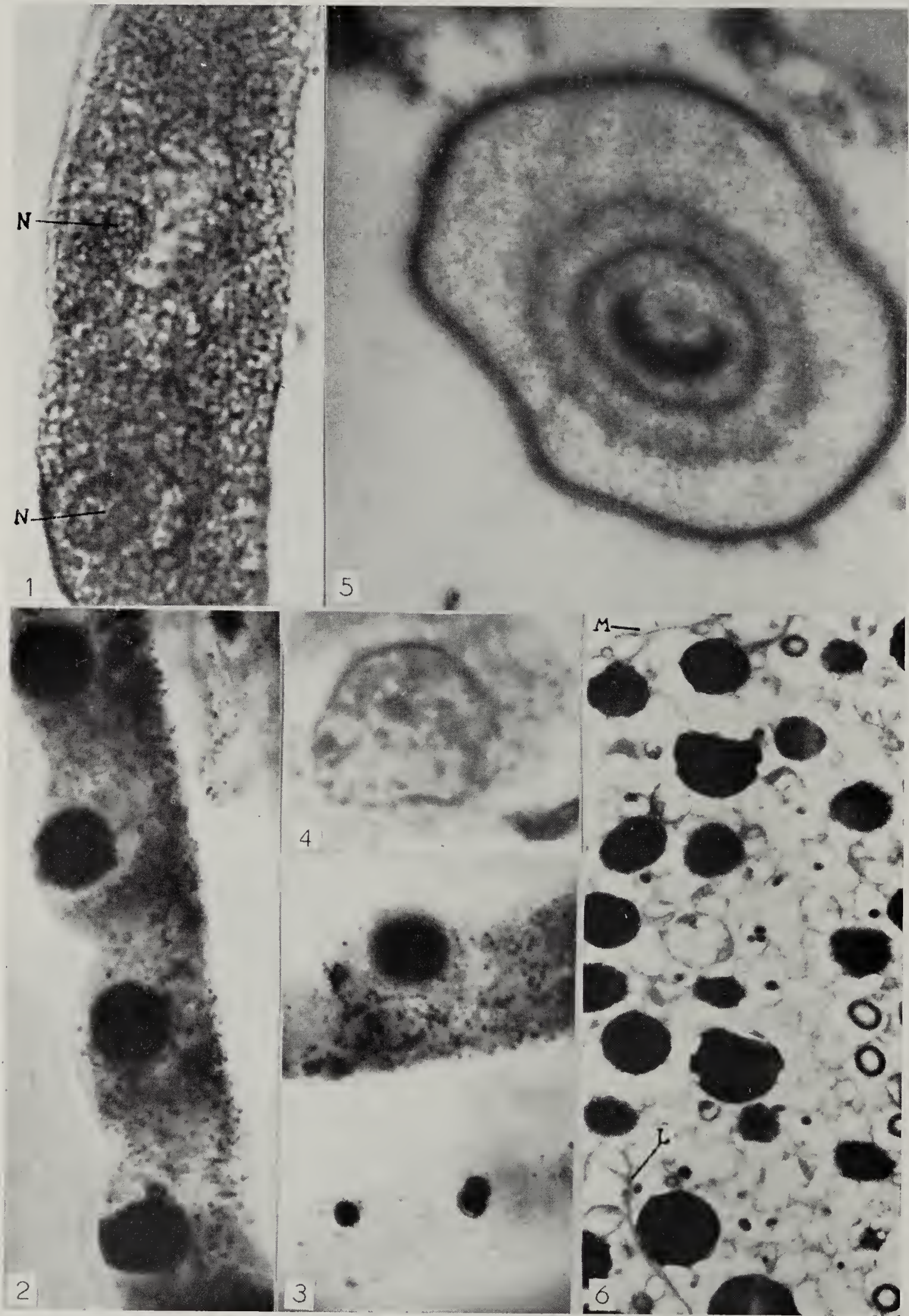
Spiegazione della tavola XIX:

Fig. 1. Nuclei del peduncolo malpighiano nella femmina adulta di *Carulaspis carueli* Signoret. Reaz. di Feulgen seguita da schiacciamento, 1900 diam.; Fig. 2. Nuclei dei tubi malpighiani nel medesimo esemplare. Reaz. di Feulgen seguita da schiacciamento, 1900 diam.; Fig. 3. Nuclei del bulbo nel medesimo esemplare. Reaz. di Feulgen seguita da schiacciamento, 1900 diam.; Fig. 4. Sezione traversa di tubo malpighiano di femmina adulta di *Carulaspis carueli* Signoret. Si notino la posizione marginale del nucleo e la piccolezza del lume. Pas reaz., contrasto emallume, 1425 diam. N, nucleo; L, lume.; Fig. 5. Aspetto del complesso dell'apparato malpighiano e della parte craniale del retto isolato per dissezione da una femmina adulta di *Carulaspis carueli* Signoret. Emallume-eosina, 190 diam. T, tubi malpighiani; B, bulbo; P, peduncolo; R, retto; Fig. 6. Peduncolo e bulbo malpighiano in una femmina adulta di *Carulaspis carueli* Signoret. Tozz. colorati mediante il metodo di Shelton e Shneider per la succinodeidrogenasi, mostranti la diversa intensità della reazione ai diversi livelli. B, bulbo; P, peduncolo. 420 diam.

BACCIO BACCETTI: I tubi malpighiani nella femmina adulta dei Diaspini



BACCIO BACCETTI: I tubi malpighiani nella femmina adulta dei Diaspini



invece con Suter (1934). Secondo le attuali conoscenze l'intestino medio nelle femmine dei *Diaspini*, corto, cieco e piriforme, avrebbe perduto le proprie connessioni dirette con la parte caudale dell'apparato digerente, ridotta all'intestino retto, cranialmente cieco, e ad un peduncolo connettente i tubi malpighiani con il retto stesso, inserito a metà lunghezza di quest'ultima parte dell'intestino. A questo peduncolo, ingrossato nella zona di inserzione dei tubi malpighiani fino a formare un bulbo, il Pesson (1944) riconosce il valore di intestino medio, contro la opinione di Berlese (1896) propenso a ritenerlo invece proctodeale. In una costituzione siffatta dell'apparato digerente, particolare interesse rivestono i tubi malpighiani, in quanto la intera quantità delle sostanze nutritive passerebbe, secondo gli Autori moderni, direttamente in circolo per osmosi dalla porzione anteriore dell'intestino, e la totalità delle sostanze di rifiuto, destinata a costituire l'intero complesso degli escrementi, sarebbe riassorbita dai tubi malpighiani e riversata, attraverso il peduncolo, nel retto. Di fatto tale concezione risulta ricavata in via ipotetica dalle conoscenze anatomo topografiche, ormai definitivamente acquisite, intorno agli apparati digerente ed escretore, e non si basa su una esauriente conoscenza istofisiologica dei tubi e del peduncolo malpighiano, organi, entrambi, quasi del tutto istologicamente ignoti nei *Diaspini*, ed invece di grande importanza anche da un punto di vista anatomo-comparativo. Il fine delle presenti ricerche, condotte con l'ausilio di alcuni moderni metodi dei quali la microscopia oggi dispone, è stato appunto quello di portare la conoscenza sui tubi malpighiani dei *Diaspini* e sui loro rapporti con il proctodeo al medesimo livello raggiunto in altri ordini di Insetti di più facile indagine (Beams, Tahmisian e Devine, 1955; Mazzi e Baccetti, 1957; Meyer, 1957; Berkaloﬀ, 1960). I risultati conseguiti, in gran parte inattesi, hanno largamente compensato le difficoltà incontrate durante la ricerca, essenzialmente dovute alla piccolezza dell'organo esaminato.

Materiale e metodi. — Le ricerche sono state compiute su femmine adulte fecondate di *Carulaspis carueli* Signoret Tozz. raccolte a Firenze. Le indagini istologiche sono state condotte su materiale fissato in toto in Duboscq-Brazil, incluso in celloidina-paraffina ed affettato in serie. Le sezioni sono state colorate con i comuni metodi alla ematossilina-eosina, al verde di metilepironina secondo Brachet, alla fucsina paraldeide dopo ossidazione permanganico solforica, con le reazioni Feulgen, Pas, Chèvremont e Frédéric, Millon e con i metodi di Lillie e di Galgano.

Le indagini istofotometriche sulla quantità di acido desossiribosico nei tubi malpighiani, nel "bulbo" e nel "peduncolo malpighiano" sono state effettuate su organi isolati, colorati in toto con la reazione di Feulgen e successivamente preparati per schiacciamento secondo la tecnica di Darlington e La Cour. Lo strumento utilizzato per le misurazioni è stato l'istofotometro modello Vialli-Perugini di proprietà dell'Istituto di Anatomia Comparata dell'Università di Firenze, alla luce emanata da una spirale di tungsteno appiattita, portata a regime di emissione V 10 con una lampada di 50 W, filtrata da un filtro interferenziale trasparente alla lunghezza d'onda di 350 mμ. Sono stati utilizzati solo nuclei sferici ed ogni misurazione è stata preceduta da bianco ed accompagnata dal rilevamento del diametro nucleare. La corrente erogata dal fotomoltiplicatore è stata costantemente ridotta ad $\frac{1}{100}$. Il contenuto in ADN è stato espresso in Unità Arbitrarie moltiplicando i coefficienti di estinzione per la superficie di proiezione dei nuclei stessi, e sempre elaborando statisticamente i dati.

Le indagini istochimiche sul patrimonio enzimatico dei tubi malpighiani e del peduncolo sono state rivolte sulle fosfatasi alcaline e sulla lipasi sulla succinodeidrogenasi. Esse sono state compiute su organi estratti da insetti vivi mediante dissezione, fissati in formolo freddo, in formolo-calcio oppure non fissati e successivamente dilacerati con aghi di vetro. Le reazioni esperite sono state quella di Gomori e Danielli per la fosfatasi alcalina, quella di Gomori per la fosfatasi acida, quella di Shelton e Schneider (mod. Evans) per la succinodeidrogenasi, quella di Burstone per la lipasi.

Spiegazione della tavola XX:

Fig. 1. Porzione di tubo malpighiano di *Carulaspis carueli* Signoret femmina adulta colorato con il Sudan III. Osservare la grande quantità di gocce di lipidi contenute nel citoplasma, e la posizione laterale dei nuclei, contrastati con emallume. Preparato per schiacciamento, 840 diam. N, nuclei; Fig. 2. Distribuzione delle fosfatasi acide in quattro cellule contingue di un tubo malpighiano di femmina adulta di *Carulaspis carueli* Signoret. Osservare la intensa positività della reazione nei nuclei e la presenza di granulazioni intensamente positive nel citoplasma. Metodo di Gomori, 560 diam.; Fig. 3. Stesso metodo, nel medesimo esemplare. Osservare la diversa intensità della reazione in un tubo malpighiano (in alto) e nella zona distale del peduncolo (in basso). 560 diam.; Fig. 4. Nucleo di tubo malpighiano in una femmina adulta di *Carulaspis carueli* Signoret colorato con il metodo di Unna Pappenheim. Osservare la presenza di due grandi nucleoli intensamente pironinofili, e la limitata pironinofilia del circostante citoplasma. 1900 diam.; Fig. 5. Aspetto di una granulazione di urati, in esemplare analogo ai precedenti, fotografato al microscopio elettronico. 50.000 diam.; Fig. 6. Porzione di citoplasma di tubo malpighiano, in esemplare analogo ai precedenti, fotografato al microscopio elettronico. Si notino le numerosissime gocce intensamente osmiofile di probabile natura lipidica, la membrana basale (in alto, a sinistra: M) ed un limite cellulare (in basso, a sinistra: L). 6250 diam.

Indagini a luce polarizzata su particolari inclusi citoplasmatici sono state effettuate su organi fissati in formolo od in alcool ad 80° e schiacciati fra due vetrini, trattandoli successivamente con reagenti ed enzimi che verranno indicati nel testo. Il microscopio polarizzatore usato è stato il grande stativo Leitz Ortholux a luce incorporata, munito dei compensatori di Brace e di Berek.

Le osservazioni al microscopio elettronico sono state eseguite su organi prelevati mediante dissezione, fissati per 1 ora a +4° in acido osmico 1% a pH 7,4, disidratati in alcool ed inclusi in metacrilato. Le sezioni ultrasottili sono state esaminate con il microscopio elettronico in dotazione presso il Centro di Microscopia Elettronica dell'Università di Firenze, Philips mod. EM-100.

Osservazioni

I due tubi malpighiani di *Carulaspis carueli* sono, nell'insetto vivo, quasi rettilinei, disposti dorsalmente all'intestino, parallelamente ed ai due lati della linea longitudinale mediana del corpo. Del tutto privi di circonvoluzioni, ma solo leggermente ricurvi in dentro, hanno il loro fondo cieco presso la estremità posteriore del corpo dell'animale, mentre all'estremo opposto sboccano in un particolare ingrossamento (bulbo) del peduncolo sfociante nel retto. Ciascuno dei due tubi a fresco appare bianco, è lungo circa 240 μ ed ha un calibro costante, per la intera lunghezza, di 30 μ . Il bulbo, a fresco incolore, è largo circa quanto ciascuno dei tubi e lungo 60 μ ; ad esso fa seguito il peduncolo, esso pure incolore a fresco, privo di circonvoluzioni, lungo 165 μ e largo costantemente μ 15. Le dimensioni dei due tubi, e particolarmente la larghezza, se paragonate con quelle del corpo dell'intero animale (μ 1000 $\times$ 700 circa), risultano senz'altro enormi.

Ciascun tubo consta di 6 cellule del tutto uguali fra di loro, ognuna delle quali ha rilevanti dimensioni ed abbraccia il lume a guisa di manicotto. I nuclei risultano, nelle 6 cellule, allineati e dislocati tutti nella zona laterale del tubo, mentre la porzione mediale del tubo stesso risulta assai più esigua, ed il lume decorre, in ciascuno dei due tubi, leggermente spostato in direzione mediale.

Nei due tubi malpighiani mancano del tutto fibre muscolari e tuniche connettivali; è anche impossibile cogliere, anche ai forti ingrandimenti, una membrana basale ben differenziata, risultando praticamente i due organi esternamente limitati da una sottile membrana bilaminare, simile a quella che separa ogni cellula dalla vicina. Tale impressione viene confermata anche dalle osservazioni al microscopio elettronico. Il lume del tubo è praticamente virtuale: in sezione ha un aspetto lineare; appare, anche con l'ausilio della microscopia elettronica, sempre del tutto sgombro ad ogni livello e risulta delimitato da un basso orletto di microvilli.

Si è già detto che tutte le cellule dei due tubi mostrano caratteristiche costanti. Il loro nucleo è sempre di forma sferica, di grandi dimensioni (μ 9—12 circa di diametro), fittamente ripieno di materiale Feulgen positivo disposto in brevi e tozzi bastoncelli, ben isolati fra di loro. Mostra cioè la tipica struttura a cromosomi contratti. All'istofotometro denuncia una media quantità di acido desossiribonucleico di 14,87 Unità Arbitrarie. Paragonato con nuclei del medesimo animale sicuramente diploidi (quelli di gran parte delle cellule del sistema nervoso), nei quali il tenore in ADN è di circa 0,90 U.A., esso risulta esattamente 32-ploide. Nel suo interno con il metodo di Brachet si osservano due enormi nucleoli, fortemente pironinofili, risultato evidente della coalescenza di un più elevato numero di elementi più piccoli. Nel citoplasma di ciascuna cellula si osserva anzitutto con il metodo di Brachet una quantità di acido ribonucleico estremamente esigua, appena più elevata nella zona perinucleare. Con gli altri metodi istochimici impiegati, invece, tanto con quelli per la messa in evidenza dei polisaccaridi (Pas, Lillie), quanto con quelli per le proteine (Millon, Chèvremont), quanto con quelli

Tabella I.

Quantità di acido desossiribonucleico, espressa in Unità Arbitrarie, dei nuclei dell'apparato escretore nella femmina adulta di *Carulaspis carueli* Sign.

Organo esaminato	$\bar{X}$	n	D	V	S	Err. st. $\bar{X}$	C. V.
Tubi malpighiani. . .	14,87	39	1421,98	37,42	6,12	0,97	41
Bulbo	3,89	24	448,04	19,04	4,41	0,90	113
Peduncolo.	0,94	20	4,04	0,21	0,45	0,1	4,7

$\bar{X}$ = media aritmetica delle quantità di ADN espresse in U.A.; n = numero dei campioni esaminati; D = devianza; V = varianza; S = deviazione standard dalla media; err. st. $\bar{X}$ = errore standard di $\bar{X}$ o scarto quadratico medio; C.V. = coefficiente di variabilità.

per i grassi (Sudan III, Sudan nero B) ogni cellula dei due tubi malpighiani risulta intensamente positiva a livello di diverse minute granulazioni che infarciscono uniformemente il citoplasma, nel quale sono evidentemente immagazzinati, sotto forma granulare, separatamente, lipidi, protidi e polisaccaridi. Alcuni dei granuli risultano, a fresco, di colore bianco e conferiscono la particolare colorazione al tubo. Questi stessi granuli anneriscono istantaneamente dopo trattamento con acido osmico e corrispondono verosimilmente ai sudanofili.

La micròscopia a luce polarizzata è di notevole aiuto per fornire altri caratteri sulle medesime granulazioni. A nicols incrociati si osserva nel citoplasma di tutte le cellule, e particolarmente nella loro porzione basale, la presenza di una grande quantità di granuli sferici od ellittici fortemente birifrangenti, sempre di diametro inferiore ad un micron. Ciascun granulo appare circondato da una leggerissima pellicola isotropa; il valore della retardazione, misurato in acqua con il compensatore di Brace, si presenta piuttosto elevato (36 m μ circa) e ben si presta per ulteriori indagini. Trattando materiale fresco con soluzioni di tripsina opportunamente tamponate a pH 7,4 si osserva la scomparsa della birifrangenza da molte delle granulazioni dopo circa 24 ore, mentre la pepsina a pH 2 la inibisce dopo 48 ore. La fissazione in alcool ad 80° raddoppia praticamente i tempi di azione dei due enzimi. L'azione dello xilolo su materiale disidratato è analoga, se pure più veloce: scompare la birifrangenza (esaminata in acqua) da molte delle granulazioni, ma viene conservata dalla rimanente frazione. In seguito alla azione dello xilolo inoltre i tubi perdono il caratteristico colore bianco, anche se riportati in acqua dopo una progressiva idratazione, mentre lo conservano dopo la azione dei soli alcool. Da questi caratteri si desume la presenza contemporanea di due diversi tipi di granuli birifrangenti: uno di natura proteica, l'altro di natura lipidica, al secondo dei quali è legata la tipica colorazione bianca dei tubi.

I dati sopra riportati confermano le osservazioni effettuate mediante la tecnica istochimica, e vengono confermati a loro volta dalle pur limitate indagini effettuate al microscopio elettronico. Con quest'ultimo mezzo di osservazione si sono potute mettere in evidenza nel citoplasma di ogni cellula dei tubi almeno tre diverse sorta di inclusi endocellulari, tutti contenuti in piccoli vacuoli e differenti fra di loro per il grado di osmiofilia. I maggiormente osmiofili (verosimilmente corrispondenti alle gocce di lipidi osservate con i diversi metodi al microscopio luce) vanno incontro ad un curioso processo di dissolvimento (dovuto forse a denaturazione) nella femmina che ha in atto la ovideposizione. L'immagine che il processo presenta al microscopio elettronico è quella della disgregazione della goccia osmiofila in minute goccioline. Oltre alle descritte inclusioni, tutte già evidenziate istochimicamente, si osservano in tutte le cellule di ciascuno dei tubi, in buon numero, granuli di urati depositati in grossi vacuoli in ogni zona di ciascuna cellula, ognuno risultante di materiali stratificati in una serie di bande caratteristiche, abbastanza simili a quelle illustrate da Berkloff

(1960) in *Acheta domestica*, costanti nei granuli di ugual mole anche di esemplari diversi. In ogni cellula sono riconoscibili granulazioni di urati di differenti dimensioni, mostrandoci la deposizione di materiali in stadi diversi; non si sono mai osservate immagini di eliminazione di nessuno di tali granuli. Altra caratteristica del citoplasma dei tubi malpighiani di *Carulaspis carueli* è la grande quantità di β citomembrane, esse pure già note per i tubi malpighiani di altri insetti (Beams, Tahmisian e Devine, 1955; Berkaloﬀ, 1960) e quella di grandi mitocondri sferoidali, ricchi di creste interne.

La zona del bulbo e quella del peduncolo malpighiano hanno caratteri citologici alquanto diversi dai precedentemente descritti. Entrambe pure mostrano un epitelio monostratificato riposante su una membrana basale estremamente esigua, e sono prive all'esterno di tuniche peritoneali e di fibre muscolari, ma presentano il lume limitato da una evidente intima cuticolare omogenea e perfettamente integra, ben percettibile con le comuni colorazioni ed anche con il microscopio elettronico. Le cellule del bulbo hanno un diametro di circa 20μ , e circondano il lume, pervio ma sempre sgombro, in numero di 4 per ciascuna sezione trasversale; quelle del peduncolo sono assai più piccole (onde il restringimento dell'organo a questo livello), misurano appena $5-6\mu$ di diametro e sono disposte attorno al lume assai più disordinatamente. I caratteri istochimici del citoplasma di entrambi i segmenti sono analoghi, ma nettamente diversi da quelli dei tubi malpighiani: la pironinofilia con il metodo di Brachet risulta leggermente più intensa (sintomo della presenza di ARN in discreta dose), mentre la positività per i vari tests delle proteine, dei grassi e dei polisaccaridi è praticamente nulla. Il microscopio elettronico conferma questo quadro, segnalando in tutte le cellule una grande quantità di mitocondri ma nessuna inclusione di protidi, lipidi o polisaccaridi.

I nuclei del bulbo, posti in posizione centrale all'interno di ciascuna cellula, sono abbastanza grandi (μ $6-7,5$ di diametro) e di forma sferica od ellittica. Hanno il materiale Feulgen positivo disposto secondo la struttura «a cromosomi contratti» e denunciano all'istofotometro una quantità media di ADN di 3,89 Unità Arbitrarie, corrispondente esattamente al valore 8-ploide; I nuclei del peduncolo sono assai più piccoli ($2,5\mu$, in media, di diametro), di forma sferica ed essi pure «a cromosomi contratti»; mostrano una quantità di ADN di 0,94 Unità Arbitrarie in media, pari a quella di altre cellule di *Carulaspis carueli* sicuramente diploidi, quali quelle del sistema nervoso. Sono pertanto da ritenersi esse pure sicuramente diploidi.

Le differenze istologiche riscontrate fra i tubi malpighiani da un lato, bulbo e peduncolo dall'altro, sono confermate dalle ricerche istotopochimiche su alcuni enzimi. Con il metodo di Shelton e Schneider per la succinodeidrogenasi, infatti, su materiale fissato per 30' in formolo-calcio ed incubato per 30' a 37° in presenza di opportuni controlli si è potuto osservare una reazione intensamente positiva nel peduncolo (e particolarmente nella metà prossimale di esso) e nel bulbo, mentre la reazione è risultata praticamente negativa nella intera lunghezza dei due tubi malpighiani.

Con il metodo di Gomori per la fosfatasi acida su materiale fissato in 24 ore, dopo 60' di incubazione si è potuto riscontrare una forte positività per la intera lunghezza dei due tubi malpighiani in alcune granulazioni presenti nel citoplasma particolarmente nella porzione basale delle cellule. La reazione è ugualmente positiva nel bulbo e nella metà prossimale del peduncolo, negativa nella metà distale di questo. Su materiale fissato per soli 30' la reazione risulta fortemente positiva ad ogni livello dei tubi, del bulbo e del peduncolo, tanto nei nuclei quanto nel citoplasma. La fosfatasi alcalina, ricercata in presenza di opportuni controlli con la reazione di Gomori e Danielli, è risultata invece praticamente assente per la intera lunghezza di entrambi i tubi, del bulbo e del peduncolo malpighiano. Nei due tubi malpighiani, con il metodo di Burstone, si è potuto inoltre mettere in evidenza una abbondante quantità di lipasi, presente in tutte le cellule. Essa è verosimilmente da porsi in relazione con il fenomeno di dissolvimento cui vanno incontro le inclusioni lipidiche.

Conclusioni

I risultati salienti scaturiti dalla presente ricerca sono, in sintesi, i seguenti:

I) I due tubi malpighiani della femmina adulta di *Carulaspis carueli* sembrano del tutto uguali fra di loro e non presentano differenziazioni funzionali nella loro lunghezza, tanto per quanto riguarda le caratteristiche istologiche e citologiche quanto per quel che riguarda distribuzione e presenza di fosfatasi, lipasi e succinodeidrogenasi, caratteri che invece in altri casi noti (Mazzi e Baccetti, 1957) valgono a differenziare segmenti funzionalmente diversi.

II) Sotto molti aspetti la struttura e la ultrastruttura dei tubi malpighiani di *Carulaspis carueli* corrispondono a quelle già note in altri Insetti (presentano infatti un alto grado di poliploidia somatica, mostrano una grande quantità di β citomembrane e sono provvisti di fosfatasi, enzima solitamente impegnato nel passaggio di soluti ed in particolare nell'assorbimento di sostanze anche glicoproteiche, che sappiamo presenti in larga misura nei tubi stessi); sono però rimarchevoli la assenza di un alto orlo striato dalla zona prospiciente il lume e quella di tuniche muscolari o peritoneali attorno al tubo. E' inoltre da sottolinearsi la grande quantità di inclusi endocellulari (protidi, lipidi, polisaccaridi, granuli di urati) non accompagnata, almeno apparentemente, da fenomeni di espulsione che, anche se presenti, sono certo assai limitati. L'insieme di tutte queste caratteristiche fa pensare che i due tubi funzionino essenzialmente come reni di accumulo. Importante è anche il dissolvimento delle gocce lipidiche, condizionato, nella femmina ovideponente, dalla abbondante lipasi.

III) Tutte le cellule dei due tubi presentano granuli di urati in diversi momenti di deposizione, cioè con un numero diverso di strati, il che porterebbe a concludere che non si hanno in una medesima cellula cicli funzionali discontinui (come Berkaloff, 1960, ha osservato in *Acheta domestica*) ma che ogni cellula funziona continuamente, come Wigglesworth (1931) osservò in alcuni segmenti dei tubi malpighiani di *Rhodnius*. Non si sono notate però, come in quest'ultimo caso, cellule prive di urati, specializzate verso una funzione di riassorbimento. Il quadro trae conferma dalla assenza di succinodeidrogenasi (enzima impegnato solitamente nel riassorbimento dell'acqua: Handley e Lavik, 1950; Sexton e Russel, 1955) per la intera lunghezza di entrambi i tubi.

IV) Il bulbo ed il peduncolo malpighiano presentano caratteristiche differenze citologiche (16-ploidia e diploidia) ed istochimiche ai vari livelli. Questo fa pensare che la loro funzione non sia semplicemente quella di un uretere (data anche la assenza di escreti dal lume) ma si verifichino in alcune zone processi importanti. Uno di essi potrebbe essere il riassorbimento dell'acqua, effettuato in quelle zone nelle quali la succinodeidrogenasi è particolarmente abbondante, e che per certo non avviene nei tubi. Tale enzima è di solito contenuto in particolari segmenti dei tubi malpighiani probabilmente devoluti al riassorbimento (Mazzi e Baccetti, 1957). Queste caratteristiche fanno ritenere il complesso del bulbo e del peduncolo strettamente legato ai fenomeni di funzionalità dei tubi malpighiani.

BIBLIOGRAFIA

- BALACHOWSKY, A., 1937: Les cochenilles de la France, d'Europe, du nord de l'Afrique et du Bassin Méditerranéen. II. Morphologie interne. Paris, Herman e C., pp. 60, 34 figg., 3 tavv. — BEAMS, H. W., TAHMISIAN T. N., e DEVINE, R. L., 1955: Electron microscope studies on the cells of the Malpighian tubules of the grasshopper (Orthoptera, Acrididae). J. Biophysic. and Biochem. Cytol., I, pp. 197—202, 6 tavv. — BERKALOFF, A., 1960: L'ultrastructure des tubes de Malpighi et le problème de leur fonctionnement chez les insectes. Verh. IV^o Intern. Kongr. Elektronenmikr., II. Bd., pp. 392—396, 3 figg. — BERLESE, A., 1896: Le cocciniglie italiane viventi sugli agrumi. Parte III. I Diaspiti. Riv. Pat. Veg., IV, pp. 203—477, 200 figg., 12 tavv. — CHILDS, L., 1914: The anatomy of the Diaspine Scale Insect, *Epidiaspis pyricola* (Del Guer.). Ann. Ent. Soc. Amer., VII, pp. 47—70. — HANDLEY, C. A. e LAVIK, P. S., 1950: Inhibition of the kidney succinic dehydrogenase system by mer-

curial diuretics. J. Pharmac. Exptl. Therap., C (I), pp. 115—118. — MAZZI, V. e BACCETTI, B., 1957: Prime ricerca istochimiche comparative sui tubi malpighiani degli Insetti. Redia, XLII, pp. 383—392, 1 fig., 1 tav. — MEYER, G. F., 1957: Elektronenmikroskopische Untersuchungen an den Malpighi-Gefäßen verschiedener Insekten. Z. Zellf., XLVII, pp. 18—28, 8 fig. — NEL, R. G., 1933: A comparaison of Aonidiella aurantii and Aonidiella citrina, including a study of internal anatomy of the latter. Hilgardia, VII, II, pp. 416—466, 12 figg. — PESSON, P., 1944: Contribution à l'étude morphologique et fonctionnelle de la tête, de l'appareil buccal et du tube digestif des femelles de Coccides. Monogr. St. Lab. Rech. Agron., Paris, 266 pp., 1 tav., 152 figg. — RAMSAY, J. A., 1955: The excretory system of the stick insect, Dixippus morosus (Orthoptera, Phasmidae). J. Exp. Biol., pp. 183—199, 3 figg. — SEXTON, A. W. e RUSSEL, L., 1955: Succinic dehydrogenase activity in the Goldfish gill. Science, CXXI, pp. 342—343. — WIGGLESWORTH, V. B., 1931: The physiology of excretion in a blood-sucking insect, Rhodnius prolixus (Hemiptera, Reduviidae). II. Anatomy and histology of the excretory system. J. Exp. Biol., VIII, n° 4, pp. 428—442, 5 figg. — WIGGLESWORTH, V. B., 1931: The physiology of the excretion in a blood-sucking insect, Rhodnius prolixus (Hemiptera, Reduviidae). III. The mechanism of uric acid excretion. J. Exp. Biol., VIII, n° 4, pp. 443—451, 3 figg.

INFLUENCE DES COMBINAISONS DE TEMPÉRATURE ET D'HUMIDITÉ SUR LES INSECTES

P. RÉAL

Notre but en étudiant les combinaisons d'influences de la température et de l'humidité relative sur les Insectes depuis 1948 a été de définir une ou plusieurs formules permettant de chiffrer (mathématiquement et graphiquement), d'expliquer et de prévoir ces influences, en sens et en valeur.

A. Établissement des données

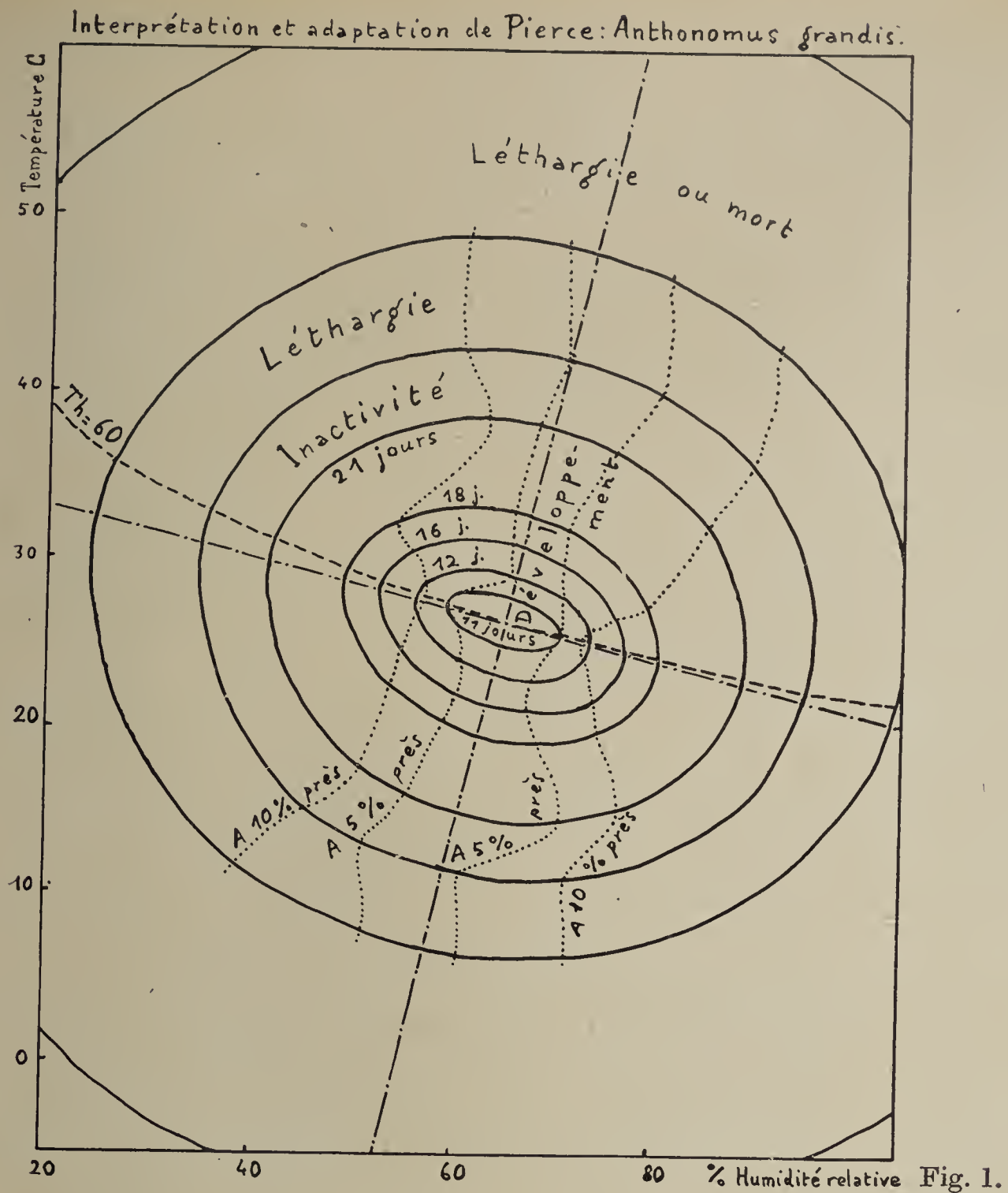
Avant de publier nous-même des valeurs et des graphiques, nous avons examiné les données apportées dans ce cadre par divers auteurs.

Comme nous l'avons indiqué dans une publication (7, p. 44—47), le graphique de Shelford (10) représentant le pourcentage de mortalité des larves d'*Enarmonia pomonella* au sortir de l'hivernage nous a fourni la possibilité de découvrir la formule d'une courbe traversant la région optimale de bout en bout; de plus cette courbe définit de très importants points d'inflexion sur les éléments concentriques de ce graphique. La formule, que nous appelons «degré hygrothermique» a été définie comme suit: $Th = K t + 1,6 c d f U$ (cf. 7, p. 44).

Chez un insecte à biologie simple, ne possédant en particulier qu'une modalité de reproduction, les courbes concentriques ont une forme rappelant la cardioïde.

Nous avons eu de nombreuses occasions de vérifier a posteriori l'intérêt de cette forme de courbes. C'est pourquoi lorsque nous avons rencontré des graphiques ayant d'autres formes, nous avons cherché à savoir si en réalité les courbes simili-cardioïdes ne conviendraient pas mieux.

Dans le cas de la durée du développement de l'*Anthonomus grandis* (Pierce, 6), pour lequel l'auteur a utilisé des ellipses concentriques (Fig. 1), le grand axe commun de ces ellipses est exactement tangent à la courbe Th passant par le centre de l'optimum. Cela paraît indiquer que, si l'auteur avait utilisé toutes les données dont il disposait (or il dit en avoir laissé de côté une partie, probablement parce qu'elles ne s'inscrivaient pas bien dans les ellipses), il aurait tracé un optimum conforme à notre conception et des courbes partiellement différentes, ressemblant à celles que nous proposons.

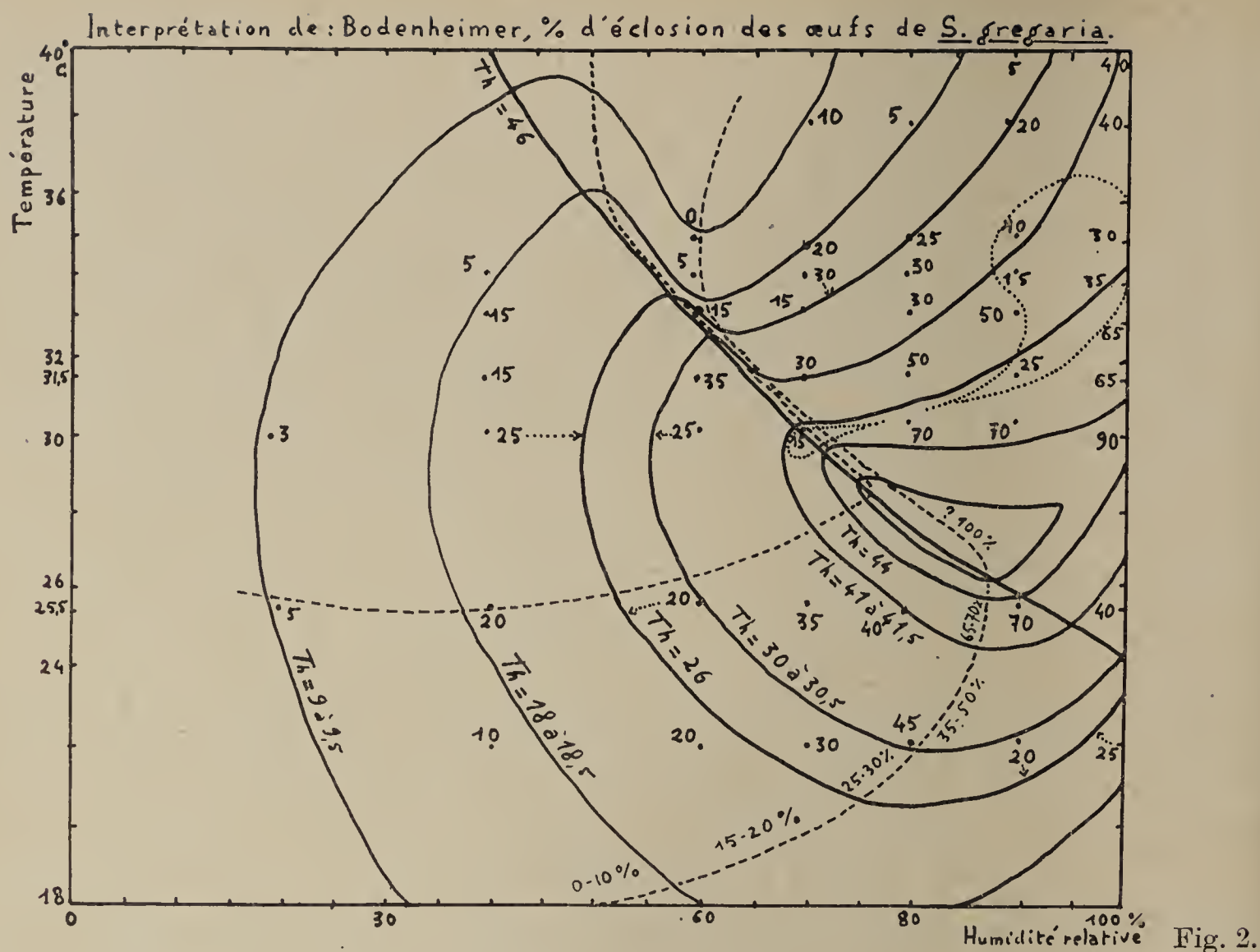


D'une manière générale nous aboutissons au schéma standard d'un graphique qui a été donné dans une de nos publications (7, p. 63, No 39). En bref existent 4 zones: dans la verticale médiane (I) les courbes suivent à 10% près les valeurs de Th ; dans la zone IV (à droite) elles sont en gros symétriques des précédentes par rapport à une ligne critique (% d'humidité) qui sépare ces deux zones; dans le quart supérieur gauche deux zones II et III sont séparées par la courbe Th passant par l'optimum; dans l'une les températures sont peu influentes, dans l'autre, les humidités. Donc, lorsqu'on possède un certain nombre de points ainsi que la position de l'optimum, il est aisé de construire la première approximation d'un tel graphique.

B. Variations des paramètres de la formule Th

Actuellement nous pensons que le coefficient K qui affecte la température t est le plus souvent égal à 1 mais peut être égal à un nombre entier tel que 2 ou 3. Nous avons eu l'occasion de le constater avec notre collègue P. Cachan dans l'étude d'*Ipides* en Côte d'Ivoire.

Nous pensons que ce nombre peut aussi être égal à 0. En effet dans un graphique concernant le pourcentage d'éclosion des œufs de *Schistocerca gregaria*, Bodenheimer (4) obtient de nombreux points aberrants (14 sur 49) de diverses natures. Or, en utilisant notre méthode, K étant égal à 0, nous pouvons construire un graphique dans lequel



le nombre des points aberrants diminue de 3; en outre 6 sur les 11 qui subsistent se trouvent alors groupés en une zone spéciale dont nous reparlerons plus loin (Fig. 2).

Au point de vue des courbes elles-mêmes il apparaît dans le graphique que nous proposons à la place du graphique original l'emplacement d'un optimum qui n'était pas évident antérieurement. Notre méthode a en particulier pour avantage d'aider le chercheur à trouver les zones intéressantes à expérimenter ou à observer.

Enfin, et c'est le point le plus important, l'annulation du facteur t nous indique que, physiologiquement, les œufs du *S. gregaria* ne subissent pas directement l'influence de la température: cette influence se transmet par les facteurs du second membre de la formule, dont la tension de vapeur. Il semblerait utile d'éclaircir ce point par des recherches particulières: les influences écologiques sur les œufs qui ont été peu étudiées ont probablement leurs originalités.

Dans le cas des Insectes aquatiques le second membre de la formule Th perd sa signification et sera donc supprimé. On peut alors, comme l'a fait Blunck, estimer que la température entre seule en jeu (2,3). Nous appellerons N le coefficient virtuellement égal à 0 qu'il faut introduire dans la formule Th .

La formule complète devient alors $Th = K t + N 1,6 c d f U$.

Il est important de distinguer entre ce cas et celui que nous venons d'évoquer, des œufs ne se comportant pas comme si l'embryon, pourtant noyé dans le vitellus, était assimilable à un organisme aquatique.

A l'inverse certains insectes des denrées emmagasinées peuvent vivre dans une atmosphère et des matières très sèches et le second membre de notre formule tendrait à s'annuler, l'humidité devenant proche de 0. On aurait intérêt dans ce cas à détailler plus le graphique en changeant l'échelle sur l'axe des abscisses et à faire une expérimentation très précise pour savoir ce qui se passe exactement. Toujours est-il que les

auteurs qui ont eu à étudier les influences subies par ce genre d'insectes ont passé sous silence — ou peu s'en faut — l'action de l'humidité (1, 11, 12, 4). Comme dans le cas précédent la loi dite de Blunck et Bodenheimer reliant les valeurs du développement (sensu lato) et de la température est valable dans son ensemble, mais elle nous apparaît comme un cas particulier de la loi plus générale que nous tentons de dégager.

C. Anomalies des graphiques. Leur signification

Nous avons dit plus haut que les courbes simili-cardioïdes sont concentriques. Il serait plus exact de dire qu'en général elles tendent à l'être mais présentent une certaine irrégularité. Cette irrégularité est sans doute d'abord le résultat des erreurs expérimentales.

Mais température et humidité ne sont pas les seuls facteurs écologiques intéressant la biologie des insectes étudiés et, de même que nous avons groupé température et humidité sur un graphique pour en faire ressortir les influences combinées, nous pensons que dans bien des cas il sera possible de construire sur des bases analogues des graphiques à trois dimensions faisant intervenir un facteur écologique dont il n'est pas tenu compte encore. Ainsi, l'ensemble des courbes se modifiant le long d'une troisième échelle permettrait de rendre typiques des points aberrants dans leur projection sur un plan. C'est probablement ainsi qu'on pourrait expliquer les irrégularités du graphique de Bodenheimer concernant l'éclosion des œufs de criquet. Il en est probablement de même pour le graphique de Shelford concernant la rapidité de la prénymphose chez *E. pomonella* après l'hivernage que nous avons aussi réinterprété en faisant ressortir des anomalies dans le secteur inférieur gauche des courbes.

Dans les deux publications où nous avons étudié les influences de la température et de l'humidité sur des Insectes Homoptères (*Aphis leguminosae* et *Dysmicoccus brevipes*) à biologie complexe (7, pp. 44—64, 96—102 et 106—108; 8, pp. 58—80), nous avons observé de grosses irrégularités visibles sur la plupart des graphiques établis, que ceux-ci concernent des durées (cycle, reproduction, longévité, espérance de vie, sénescence) ou des fécondités (totale, journalière, taux de multiplication, niveaux de population). Il est patent que ces irrégularités tiennent soit à la néoténie (*A. leguminosae*) soit à la ponte subléthale (chez les deux), soit à des phénomènes nouveaux chez le *Dysmicoccus* (démotase ou changement de taux de survie et cessation de la reproduction; démophase ou changement de fécondité avec modification du sex ratio).

D. Variations dans une même espèce

Nous avons montré chez l'*Aphis leguminosae* (7, pp. 55—56) que des variations raciales sont visibles sur les graphiques concernant un même caractère observé dans diverses lignées: dans ce cas les variations portent sur l'étendue et sur l'intensité des phénomènes de néoténie. Dans la même espèce (pp. 106—108) nous avons pu aussi montrer que l'optimum de développement de la forme africaine parthénogénétique qui se trouve autour de 50 degrés hygrothermiques est supérieur de 10 degrés à celui de la forme bisexuée russe.

E. Utilisation des graphiques dans la prévision d'invasions

Il est difficile en général de superposer avec succès à des climatogrammes des graphiques du genre de ceux que nous avons établis, afin d'en tirer des prévisions valables. Nous y sommes pourtant parvenu en utilisant des données écologiques mesurées hors des abris météorologiques et en choisissant comme bases non pas des climatogrammes moyens, mais de ceux qui correspondent à des valeurs limitantes de l'activité ou du développement (7, pp. 96—102; 18, pp. 76—83). Il nous a été possible, de même, de prévoir des phénomènes spéciaux tels que démophase ou ponte subléthale.

Conclusion

Il semble que dans l'établissement correct des données biologiques en fonction de la température et de l'humidité on ne doive pas recourir à des formules et à des graphiques fondamentalement différents dans chaque cas, mais que la régularité des interprétations que fournit la formule de degré hygrothermique est seulement altérée par des phénomènes particuliers aux divers groupes d'espèces. D'autre part dans cette formule ($Th = Kt + N1, 6cdfU$) les coefficients K et N peuvent varier et leur valeur peut nous renseigner sur la nature des influences subies effectivement par les insectes.

Nous espérons pouvoir serrer de plus près la formule des courbes simili-cardioides et préciser les rapports de ces lois avec des lois plus simples.

BIBLIOGRAPHIE

- 1 BALACHOWSKY & MESNIL: Les insectes nuisibles aux plantes cultivées. Paris 1936. —
- 2 BLUNCK, H.: Zeit. wissensch. Zool. 1914, CXI, 76—151; 3 ibid. 1923, CXXI, 171—391. —
- 4 BODENHEIMER, F. S.: Zeit. wissent. Insektenbiol. 1927, XXII, 65—73. — 5 BODENHEIMER, F. S.: Zeit. angew. Entom. 1930, XV, 1—123. — 6 PIERCE, W. D.: Jour. agric. Res. 1916, V, 1183—1191. — 7 RÉAL, P.: Rev. Path. vég. Ent. agr. Fr., 1955, XXXIV, 1—122; 8 ibid., 1959, XXXVIII, 1—111. — 9 ROBINSON, W.: Techn. Bull. Univ. Minnesota Agric. Sta. N° 41, 1926, 43 pp. — 10 SHELFORD, W. E.: Bull. Ill. Nat. Hist. Surv. 1927, XVI, 307—440. — 11 TITSCHAK: Mitt. Ges. Vorratsschutz 1927, III, 12—14. — 12 TITSCHAK: Zeit. wissent. Zool. 1925, 213—251. — 13 UVAROV, B. P.: Trans. ent. Soc. Lond. 1931, LXXIX, 1—247.

VERGLEICHEND-ÖKOLOGISCHE POPULATIONSANALYSEN AN MICRYPHANTIDEN (Aranae) VON NORDSEEDEICHEN

BERNDT HEYDEMANN

Zoologisches Institut der Universität Kiel

Der Neubau von Seedeichen inmitten noch vegetationslosen Watts im Küstengebiet der deutschen Nordsee gibt die Gelegenheit zu syn- und autökologischen Freilandversuchen großen Umfangs. Deiche verschiedenen Alters, verschiedener Vegetationsbedeckung, verschiedener Bodenstruktur, verschiedener Inklination und verschiedener Beweidung geben Möglichkeiten zur exakten ökologischen Diagnostik der einwandernden Bodenarthropoden in Faktorenabstufungen bzw. Zonierungen verschiedenster Art (betr. Salzgehalt, Bodenfeuchtigkeit, relativer Luftfeuchtigkeit, Temperatur, Wind, Exposition usw.). Da die Fehlerquellen in einem ökologischen Freilandexperiment größer sein können als im Laborversuch, ergibt sich die Notwendigkeit zur Heranziehung weitaus größerer Individuenmengen als man aus dem Labor gewohnt ist. Leicht bleibt im Rahmen dieser mechanisch-technisch weitaus größeren Vorleistung die Analyse der ökologischen Potenz und Existenz auf dem Stadium der Charakterisierung eines Vorzugsareals für die Gesamtpopulation einer Art stehen.

Wie vage aber zum Beispiel der Inhalt einer Kurzbezeichnung zur Charakterisierung eines Vorzugsbiotops von Micryphantiden sein kann, möchte ich im folgenden erläutern. Bei zahlreichen Micryphantiden der Deiche zeigte sich, daß nicht Deiche ganz generell besiedelt werden, sondern bei den Arten erhebliche Differenzen in der Populationsdichte zwischen jungen Seedeichen (1—5 jährig) und durch die Eindeichung landeinwärts zurückverlegten älteren „Schlafdeichen“ auftreten. Dabei ist nicht die Zeitdauer des

Bestehens dieser Deiche entscheidend, sondern der Zeitraum ihrer Elimination von der Berührung ihrer „Außenbermen“ mit der Flut.

Auch die Unterscheidung des Einflusses von Altersstufen der Deiche auf die Besiedlung der Zwergspinnen wird der Einheit der Populationsverteilung noch nicht völlig gerecht. Es existieren im wesentlichen vier ökologisch unterscheidbare Zonen an jedem Deichtyp:

I. am Seedeich

1. Brandungssaum

Gekennzeichnet durch Salzwasser, Anspülicht, Halophytenbewuchs.

2. Westhang (Meeresseite),

„atlantische Seite“ mit hoher relativer Luftfeuchtigkeit, starker Windwirkung, geringer Inklinatation.

3. Deichkrone

trockener Boden, grundwasserfern, besonders auf den neuen Seedeichen mit Sandkern, der den äußeren Kleimantel von 0,5—1 m Dicke vom Grundwasser abschließt.

4. Osthang (Landseite),

„kontinentale Seite“, Sonnenseite, thermisch begünstigt, starke Inklinatation, Lee.

II. am Schlafdeich

1. Grundwassernahe Wiese

(Deichfuß, früher Brandungssaum) Geringer Salzeinfluß, jetzt neuer Koog vorgelagert.

2. Westseite

„atlantische Seite“, höhere Vegetation infolge Kleikern der alten Deiche. Windeinwirkung durch vorgelagerten Koog gebremst.

3. Deichkrone

(feuchter als Seedeich) niedriger, mit höherem Bewuchs.

4. Ostseite

„kontinentale Seite“. Infolge höherer Vegetation Bodenoberfläche nicht so sonnenexponiert wie auf Seedeich, Lee, gleiche Inklinatation.

Es läßt sich folglich nicht von einer Deichbesiedlung schlechthin sprechen, sondern es ergibt sich eine von Art zu Art unterschiedliche Zonierung, in erster Linie auf den Seedeichen. In Abb. 1 ist als Beispiel die ökologische Dispersion der Populationen mehrerer *Erigone*-Arten herangezogen worden. *E. longipalpis* hat als halobionte Art ihren Schwerpunkt auf der salzbeeinflußten atlantischen Seite. *E. arctica* weicht der *E. longipalpis* in die Zone dicht unter Kronennähe aus, bleibt aber als halobionte Spezies im wesentlichen auch auf die atlantische Seite konzentriert. Von „Ausweichen“ läßt sich mit Recht sprechen, da *E. arctica* auf nicht kleiigem Boden — wo *E. longipalpis* nicht vorkommt — die Zone des Meeresanspülicht schwerpunktmäßig besiedelt. *E. atra* und *E. dentipalpis*, nicht halobiont aber halotolerant, nehmen Restnutzerpositionen in Anspruch.

Auch die ökologische Analyse der Populationsverteilung in den Zonen der Seedeiche wird den realen Verhältnissen nicht gerecht, wenn nicht durch Vergleich ökologisch verschieden alter Bestände der Einfluß der Sukzessionsentwicklung geprüft wird. Da Schlafdeiche eine um einige Jahrzehnte ältere Sukzessionsstufe als die Seedeiche (als primäre Deichbiotop) darstellen (alle Schlafdeiche haben einmal das Stadium des Seedeichs durchlaufen), ist die Populationsverteilung auch hier zu analysieren. Aus Abb. 1 wird deutlich, welche zonalen und quantitativen Verschiebungen die Populations-Dispersion im Laufe 30jähriger Sukzession, namentlich aber nach Abschneiden vom direkten Kontakt mit dem Meer, erfährt. Nach

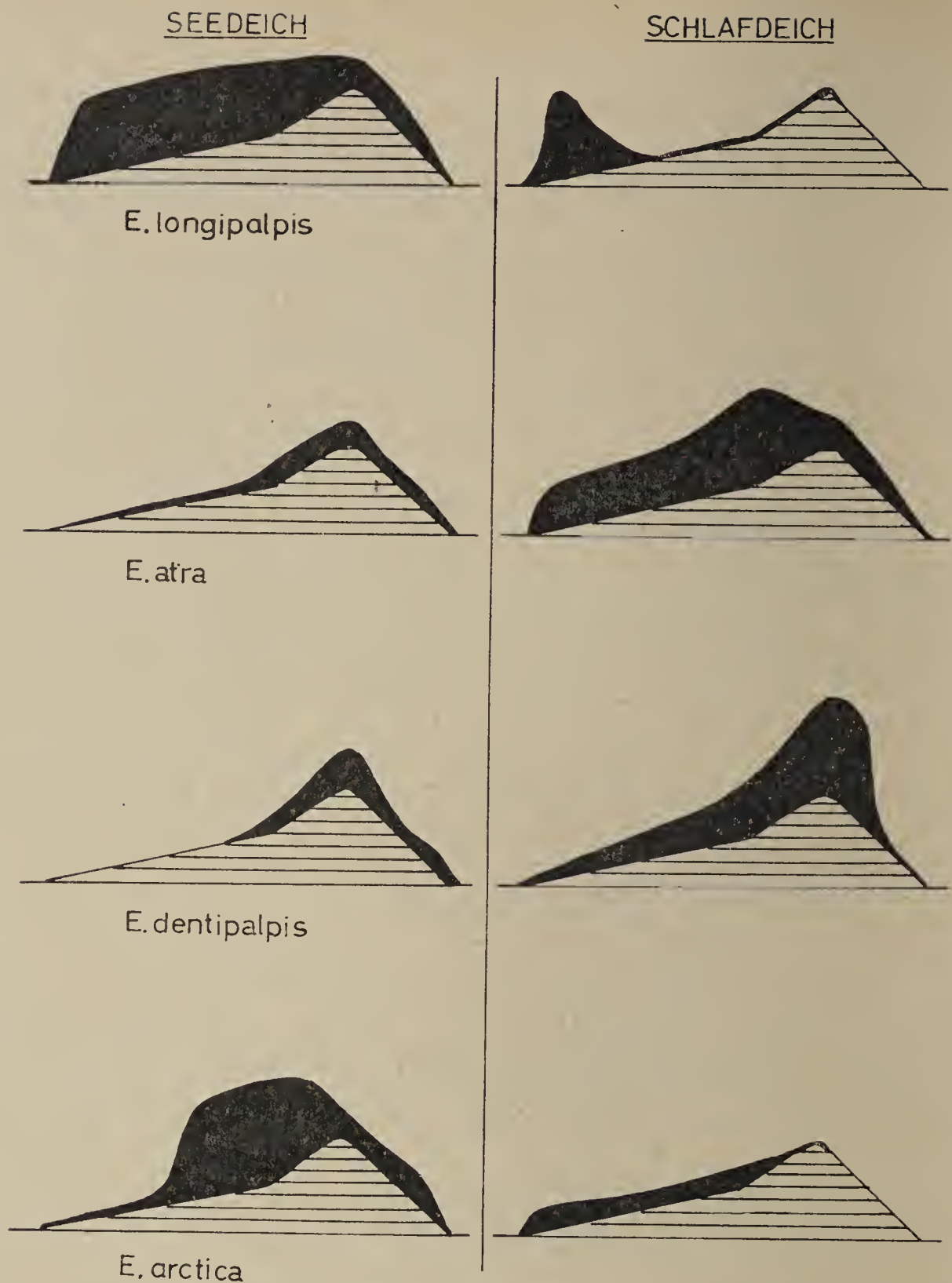


Abb. 1. Die unterschiedliche ökologische Dispersion der Micryphantiden-Populationen auf jungen Seedeichen (1—5jährig) und älterem Schlafdeich (30jährig), am Beispiel der *Erigone*-Arten.

Rückgang der beiden salzfordernden Arten entfalten sich erst jetzt die Populationen von *E. atra* und *E. dentipalpis* zu voller Intensität. Die ökologische Analyse bedarf weiterer Ergänzung durch kontinuierliche jahresperiodische Populationsstatistik (z. B. durch automatischen Fang mit Formalinfallen). Dieser zeigt, daß die Präferendazonen für viele Spinnen nicht im Laufe eines Jahres (also auf einem bestimmten Sukzessionsstadium) konstant innegehalten werden, sondern jahresperiodische Verlagerungen eintreten. *E. longipalpis* und *E. arctica*, die sowohl im Sommer als auch im Winter auftreten, wandern beispielsweise im Winter auf die Deichkrone und auch auf die meerabgewandte Seite des Deiches. Diese jahresperiodische Verlagerung der Präferenda unterbleibt indessen weitgehend am Schlafdeich, ist infolgedessen eine Erscheinung, die vom Sukzessionsalter des Biotops abhängig ist.

Schließlich ist die Besetzung ökologischer Zonen auch abhängig von Witterungsperioden. Lange Trockenzeiten lassen

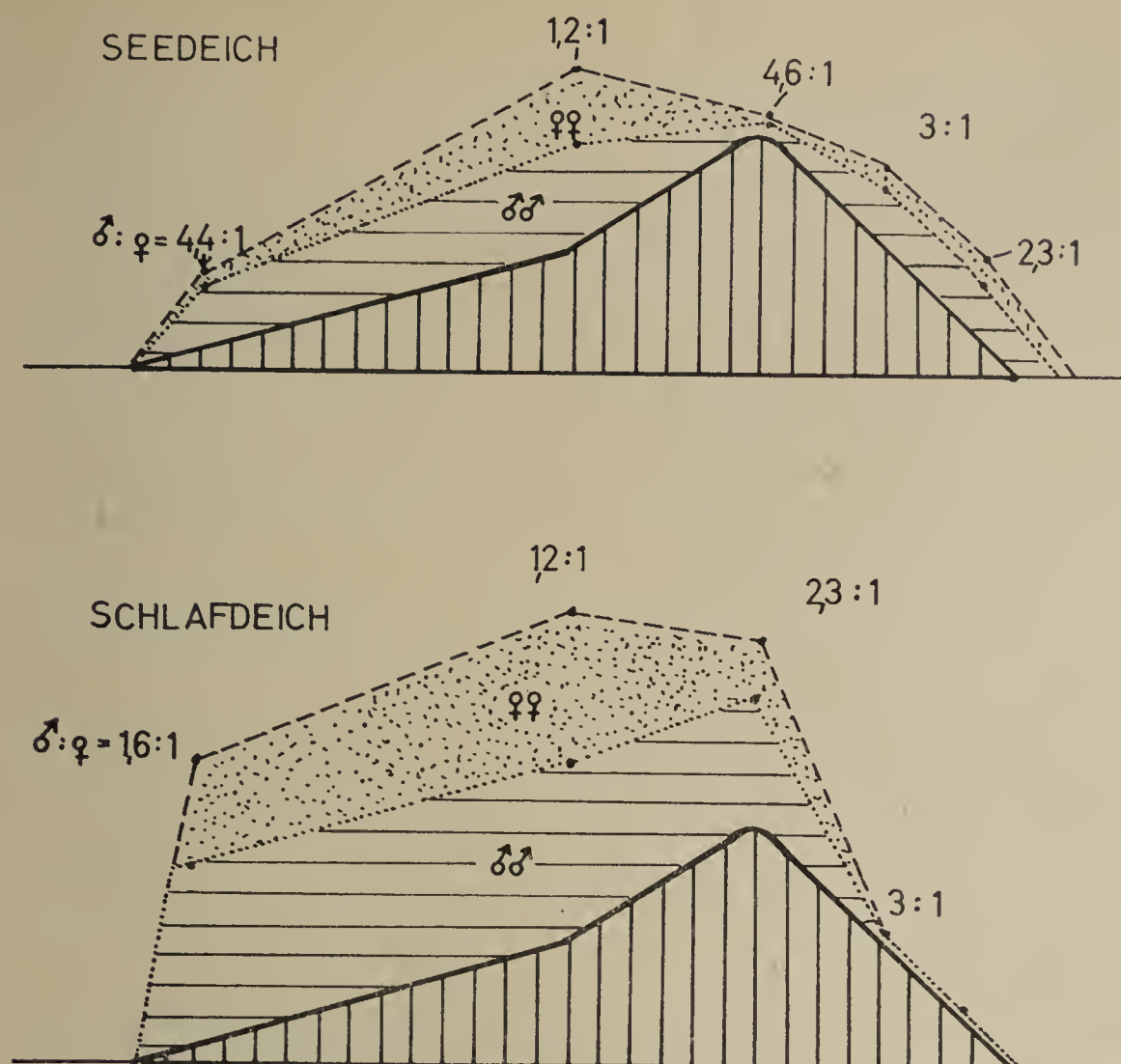


Abb. 2. Die unterschiedliche ökologische Dispersion der Männchen und Weibchen von Micryphantiden auf jungem Seedeich und älterem Schlafdeich, am Beispiel von *Oedothorax fuscus*. Relative Zunahme der ♀♀ und Abnahme der ♂♂ in Zonen hoher Gesamtabundanz, bzw. in Richtung zum ökologischen Optimum der Art.

Erigone dentipalpis beispielsweise zusammen mit *Dicymbium nigrum* und der Tetragnathide *Pachygnatha degeeri* ihr Dispersionsareal über alle Zonen der Deiche recht gleichmäßig ausbreiten. Diese Erscheinung ist allerdings nur indirekt wetterabhängig, denn sie beruht offenbar auf dem Ausfüllen des biotischen Potentials bei Rückgang stenöker Arten (z. B. *E. longipalpis* und *E. arctica* als xerophobe Spezies).

Die Tendenz der Micryphantiden der Deiche zur ökologischen Vikarianz nicht nur in abiotisch differenten Arealen, sondern auch in jahresperiodischen Abschnitten ist groß. Wenn Micryphantiden zur gleichen Saison, im gleichen Areal und Stratum vorkommen, sprach man sie bislang als Arten gleicher ökologischer Nische an (ökologisch homotop). Tagesperiodische Untersuchungen mit der Fallentechnik ergaben aber, daß auch bei Micryphantiden — mehr als zunächst vermutet — auch eine tagesperiodische Vikarianz in Erscheinung tritt, so daß sich beispielsweise in gleicher Deichzone in Populationsmaxima auftretende Arten wie *Erigone dentipalpis* und *Oedothorax apicatus* einerseits wie auch *Erigone atra* und *Oedothorax fuscus* andererseits zu etwa 75% ihrer Populationsmasse im täglichen Aktivitätszyklus nicht begegnen. Dabei sind die *Erigone*-Arten im wesentlichen tagaktiv und die *Oedothorax*-Arten die nachtaktiven Formen. Interessant bleibt, daß offenbar — auf Grund meiner bis jetzt vorliegenden Befunde auf Deichen — die Tag-Nachtvikarianz nicht zu etwa quantitativ gleichwertigen Artengruppen geführt hat, sondern in den Nachtstunden (unter 60 Lux Lichteinstrahlung) zum Beispiel im August eine 5fach größere „Aktivitätsdichte“ pro Stunde (Heydemann 1957) zu beobachten ist als am Tag (selbst an regnerischen Tagen). Nebenbei sei erwähnt, daß wir bisher gerade diese nachtaktiven Arten für photophil oder photobiont hielten.

Komplizierter wird die Analyse, wenn die ökologische Beurteilung nicht auf sämtliche Semaphoronten einer Art bezogen wird, sondern Männchen und Weibchen in ihrer Dispersion separat geprüft werden. Dabei fällt auf, daß bei zahlreichen Micryphantiden auf Deichen zwischen Männchen und Weibchen erhebliche, zonal verschiedene Differenzen in der Flächendichte bestehen, die meist in einer bestimmten Richtung voneinander abweichen (vgl. Heydemann 1960). Die relative Zahl der Weibchen nimmt in Richtung zur Zone höchster Abundanz der Gesamtpopulation zu. In den verschiedenen Deichzonen besitzen nahezu alle Micryphantiden-Populationen einen in bestimmter Richtung voneinander abweichenden Sexualindex. Das heißt, in den differenten Zonen wird die Population einer Art durch einen verschiedenen Anteil von Männchen und Weibchen repräsentiert (vgl. Abb. 2). Diese Erscheinung tritt so regelmäßig auf, daß der Sexualindex Aufschluß über den ökologischen Optimalbezirk einer Art geben kann. Der Sexualindex ist im Jahresablauf bei zahlreichen Arten sehr starken, aber periodischen Schwankungen unterworfen, ähnliches ist bei Sukzessionen der Fall.

Für den Einfluß einer Spinnenpopulation auf die Biozönose kann die Männchen-Weibchen-Relation von erheblicher Bedeutung sein. Bei gleicher Individuenzahl stellt beispielsweise die vornehmlich aus Weibchen bestehende Populationsspitze von *Oedothorax fuscus* im Juli das dreifache der Biomasse (gewichtsmäßig) dar als eine entsprechende Männchenpopulation. Auch der Nahrungsumsatz steht im entsprechenden Verhältnis zum Gewicht.

Neben der Analyse der Sukzessionsstadien, der Zonierung, der Jahres- und Tagesperiodik und der Witterungsabhängigkeit spielt also auch gerade die Kenntnis des Sexualindex der Micryphantiden in der vergleichenden Populationsökologie eine Rolle, weil in biozönotischer Sicht nicht die Individuenzahl schlechthin, sondern die in der Population gebundene Biomasse entscheidend ist.

L I T E R A T U R

HEYDEMANN, B. (1957): Die Biotopstruktur als Raumwiderstand und Raumfülle für die Tierwelt. Verh. deutsch. Zool. Ges., Hamburg 1956. 331—347. — HEYDEMANN, B. (1960): Die biozönotische Entwicklung vom Vorland zum Koog. Teil I: Araneae. Schrift. Akad. Wiss. Literat. Mainz, Abh. math.-naturw. Kl. 11, 745—913.

D I S K U S S I O N

THIELE: Es wurde gezeigt, daß *Erigone arctica* vor *E. longipalpis* in Richtung der Deichkrone ausweicht. Ohne Laboratoriumsversuche dürfte nicht nachzuweisen sein, daß diese Erscheinung auf Konkurrenz zwischen den Arten beruht. Es ist ja damit zu rechnen, daß diese ein verschiedenes mikroklimatisches Optimum haben und sich deshalb verschieden verteilen.

HEYDEMANN: *Erigone longipalpis* und *E. arctica* erweisen sich in Mitteleuropa bezüglich ihrer ökologischen Freilandexistenz als halobiont zwischen 3 und 60‰ NaCl. Dabei zeigt sich, daß *E. arctica* — vorzugsweise die Anwurfzone des Sandstrands der Meeresküste besiedelnd — die weitaus größere ökologische Valenz gegenüber dem Feuchtigkeitsfaktor zeigt als *E. longipalpis*. *E. arctica* kommt außerhalb der Deiche auch im gesamten Siedlungsareal von *E. longipalpis* (Salzwiese) vor und tritt überall dort im Salzbereich — sowohl auf trockenem Sand wie auf feuchtem Klei — in höherer Abundanz auf, wo *E. longipalpis* aus mikroklimatischen oder historischen Gründen (Pionierbiotop) fehlt. Diese Tatsache macht auch ohne Laborexperiment Konkurrenzerscheinungen zwischen beiden Arten wahrscheinlich.

W. DUNGER: Es wird darauf aufmerksam gemacht, daß die dargestellten Unterschiede in der Abundanz von ♂ und ♀ sich nicht auf Unterschiede der tatsächlichen Individuendichte, sondern lediglich der Aktivität der ♂ und ♀ gründen, da die dargestellten Ergebnisse mit Hilfe von Barber-Fallen gewonnen wurden.

HEYDEMANN: Die differente Aktivitätsdichte (Fangziffer in Bodenfallen) der Geschlechter ist in ihrer absoluten Höhe zweifellos Ausdruck unterschiedlicher Vagilität der Männchen und Weibchen einer Art, insbesondere bei Micryphantiden (im Gegensatz zu anderen räuberischen Bodenarthropoden), bei denen die ♀ häufiger Netze bauen als die ♂. Da die Untersuchungen ergaben, daß die Aktivität der ♀ und ♂ in den verschiedenen ökologischen Arealen aber nur gleichsinnig abweicht, ist auf Grund relativer Unterschiede in der Aktivitätsdichte zwischen ♂ und ♀ von Areal zu Areal (wechselnder Aktivitäts-Sexualindex) auf unterschiedliche Abundanz zu schließen.

THE EFFECTS OF A CHANGING HABITAT ON THE POPULATION OF A CHRYSOMELID BEETLE, *PHYTODECTA OLIVACEA* (Forster)

N. WALOFF

Imperial College, London, S. W. 7

The Chrysomelid beetle *Phytodecta olivacea* (Forster) lives on broom, *Sarothamnus scoparius* (L.) Wimm. A five year study of the population changes of the beetle have been carried out by Professor O. W. Richards and myself in a small and a restricted area occupied by *S. scoparius*. The host plant is relatively short lived, most of the bushes dying after 10—15 years. The experimental area was old and was rapidly declining in the last three years of this study (1956—1958), and regeneration was very slow. After the severe winter of 1955—1956 the area occupied by the living broom was reduced to a half. The spring generation of beetles, which had overwintered in the soil, became concentrated on the reduced volume of the host plant. This induced increase in the density of the adult beetles was followed by an increase in the density of its immature stages. The natural enemies of the eggs and larvae of *Phytodecta* i. e. predacious insects, some of which also live on broom (e. g. Heteroptera—*Heterocordylus tibialis* (Hahn), *Asciodema obsoletum* (Fieber), *Orthotylus adenocarpi* (Perris), *O. virescens* (Douglas and Scott), *Anthocoris sarothamni* Douglas and Scott) were abundant and also more concentrated on the reduced volume of the host plant, whereas the prey alternate to *Phytodecta*, aphids and Psyllids, were in low numbers. As a result the population of *Phytodecta* became drastically reduced. The effects of predacious insects were confirmed in the subsequent years by the serological method by Dr. J. P. Dempster. It is also of interest that in 1956, the small autumn generation of the adult beetles was more heavily attacked by the Braconid parasite *Perilitus dubius* (Wesmael) than in any other year of this study.

DISCUSSION

H. C. CHIANG: What were the effects of weather elements?

N. WALOFF: The effects of weather elements were very pronounced.

M. J. WAY: Did the concentration of beetles in 1956 lower fecundity as well as enhancing predator action.

KUENEN: What was the percentage of the population destroyed by the sampling.

INTERACTION OF A PREDATOR AND PHYSICAL FACTORS IN THE CONTROL OF A GRAIN MITE

M. E. SOLOMON

Agricultural Research Council, Pest Infestation Laboratory, Slough, Bucks, England

Since there has been so much discussion concerning the relative importance of physical factors and biotic factors in the natural control of populations, it is interesting to consider an example in which the ability of a predator to check and reverse the increase of its prey depends on the temperature and humidity. The example does not depend on physical conditions necessarily becoming intolerable to one or the other, only more or less favourable.

The predator concerned is the Prostigmatic mite *Cheyletus eruditus* (Schr.), common in granaries and other storage places where it preys upon Acaroid (Tyroglyphoid) mites and occasionally upon other small Arthropods such as Psocoptera or the young larvae of moths, piercing the cuticle and sucking out the body fluids (fig. 1). It is generally parthenogenetic, and males have seldom been reported. Some authors have observed its success in reducing populations of granary mites, others its failure to do so; some have reported both.

Observations in Grain Stores

In 1940—41 I observed the relative abundance of populations of *C. eruditus* and the common pest mite *Acarus siro* L. (= *Tyroglyphus farinae*) in stored grain in England, and made a series of population estimates in a granary in the south-west (Solomon, 1946). Moisture from some of the walls had passed into the adjacent grain, which was Canadian wheat stored in bulk. It was observed that *A. siro* was abundant in winter and spring, but was often reduced to very small numbers in late summer and autumn. This reduction was attributed to the attacks of *C. eruditus*, and the hypothesis was put forward that the drier conditions in the grain during summer and autumn, and possibly also the seasonal temperature difference, enabled *C. eruditus* to exert control over *A. siro* at these times. There were some subsidiary points but these are the essential ones.

Subsequently, Norris (1958) made a survey of mite-infested grain in the north-east section of England. He refers to "*Cheyletus* sp.", the species being *C. eruditus* on occasions when specimens were identified. He found that in bagged wheat *Cheyletus* usually became dominant in late summer, but that in bulk wheat this often occurred in the winter months when the surface moisture of the grain was at its highest.

The reasons for the difference between my observations and those of Norris are not known. It may be that the predator-prey interaction depends on the moisture and temperature conditions in the infested grain but that these are sometimes too much influenced by factors other than the normal seasonal climatic cycle — factors such as the nature of the storage building, and the occurrence of biologically-induced heating of grain, with consequent changes in moisture levels.

Analytical Laboratory Experiments

An obvious way of probing more deeply into the dependence of the predator-prey interaction upon physical conditions is by means of experiments in the laboratory. In the 1930's, laboratory experiments on *C. eruditus* with storage mites as prey were described by G. F. Gause and other Russian investigators of population dynamics (e. g. Gause (1935); Gause, Smaragdova & Witt (1936)), but they were not concerned with the influence of temperature and humidity (one partial exception to this will be noted below). In the experiments I shall be chiefly concerned with here, I reared many separate individuals of the predator in small cells with prey given a just sufficient



Fig. 1. *Cheyletus eruditus* sucking the body fluid from a captured *Acarus siro*. Also eggs of the predator, and the body of one *A. siro* discarded by the predator. $\times 40$. Drawn by Miss R. Borrett.

amount of food, and no refuge. The rates of development, reproduction and taking of prey by *C. eruditus* were recorded over a series of temperatures and humidities. An account of a rather similar series of experiments has recently been published by Boczek (1959).

The first thing these experiments make clear is the range of temperatures and humidities within which *C. eruditus* can complete its life-cycle (fig. 2a). Beyond this range, the figure distinguishes between lethal conditions and arresting conditions (shaded area) in which the predator can survive for a long time (many weeks) and resume active development and reproduction when the environment again becomes favourable. Within the range of favourable conditions, the lines indicate how the rate of increase of *C. eruditus*, calculated from the experimental results, depends on the temperature and humidity. Fig. 2b gives corresponding information for *A. siro*, in the absence of predation, calculated from the results of rearing experiments. The two sets of information have been superimposed in fig. 2c, which shows that the predator tolerates a slightly higher temperature than does *A. siro*, but is not able to develop at such low temperatures. The area of overlap represents the conditions that are favourable to the development of both species. Across this area a line has been drawn separating the conditions in which *A. siro* has the higher rate of increase from the (warmer and drier) conditions in which the predator has the higher rate of increase.

Significance of Simple Laboratory Experiments

In Gause's experiments and in similar investigations of the same sort, the interaction between predators and prey was observed under conditions greatly simplified by the stabilisation of temperature and humidity. Gause made this abstraction deliberately, for he was interested in illustrating the Lotka-Volterra mathematical theories rather than in analysing any particular natural situation.

My aim, and presumably that of Boczek (1959), has been primarily to analyse the predator-prey relations of *C. eruditus* and *A. siro* in stored foodstuffs, chiefly grain. The parts of our work that have directly served this end are the determinations of the different limits of temperature and humidity beyond which the predator and prey species cannot persist and reproduce. The differences between them in this respect

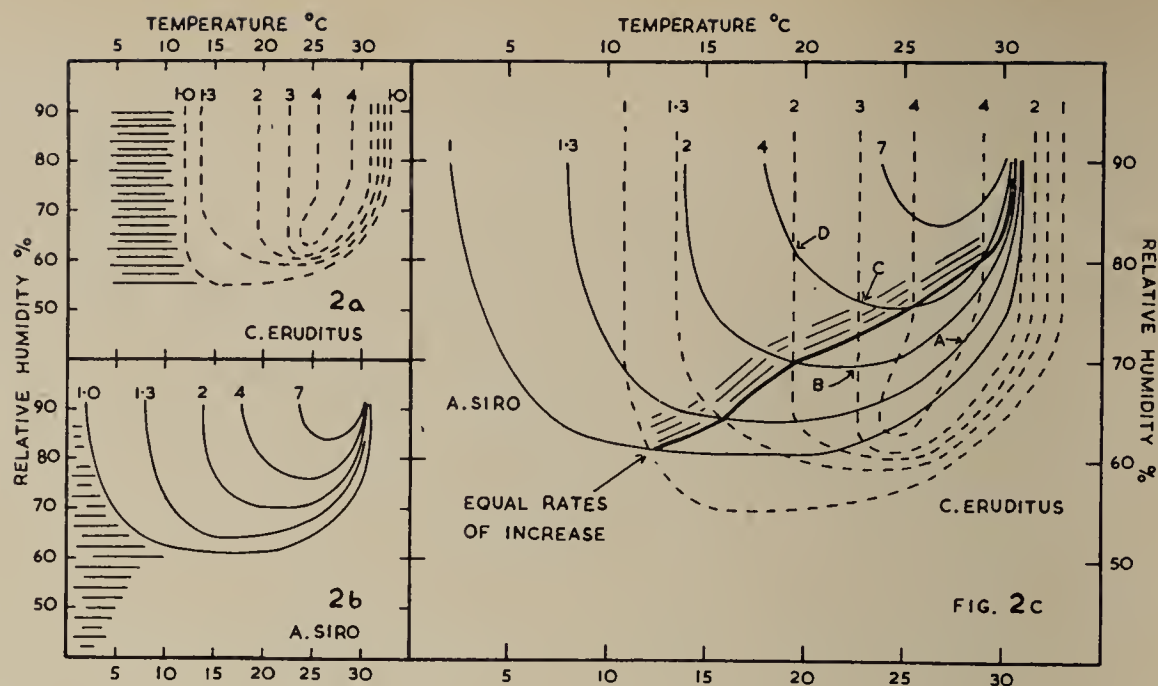


Fig. 2a. Lines of equal rates of net increase of the predator, *Cheyletus eruditus*, at different temperatures and humidities, as calculated approximately from results of rearing experiments. The numbers represent net rates of increase per week, e.g. 3 stands for a trebling of numbers each week. In the conditions outside the 1.0 line, a population would die, but only very slowly in the conditions covered by the horizontal shading.

Fig. 2b. Corresponding diagram for the prey, *Acarus siro*, from experiments by my colleague A. M. Cunningham.

Fig. 2c. Here 2a and 2b are superimposed, on a larger scale, and a line is drawn through the conditions in which the calculated net rates of increase are equal. The shading suggests some upward movement of the line, to allow for reduction of the prey's rate of increase in consequence of predation.

can now be fairly definitely stated (fig. 2). (There is one clear difference between my results and those of Boczek (1959), who sets the lower temperature limit for predatory activity and reproduction of *C. eruditus* nearer 5° than 10°C. There may be a genuine regional difference in the characteristics of this species.)

On the other hand, our rearing experiments on individual predators supplied with prey are as remote from direct application to storage conditions as the Gause type of experiment. Their purpose is to study, in isolation from other sources of variation, the influence of temperature and humidity on the rates of development, survival, reproduction and predation of *C. eruditus*. Certainly the first three of these rates, and likewise the corresponding ones for the prey, have been combined in calculations of the approximate rates of net increase for predator and prey. But these calculated rates make no allowance for density effects (including cannibalism by the predator), or for the important difference between the bare experimental cell with its wheat germ flake and the environmental patterns and food supply provided by grain or other stored materials. Another consideration, which could be only vaguely indicated in fig. 2c by the additional strokes suggesting some upward displacement of the boundary line, is the influence of predation on the net rate of increase of the prey. Actually, this has little influence on the position of the boundary line except when the ratio of prey: predators is rather low. When this ratio is as low as 10:1 calculations indicate elimination of the prey under all conditions favourable to both species. These calculations make use of the observed rates of predation at different temperatures (they seem to vary little with humidity); they show that with higher prey: predator ratios, such as 100:1 or greater, the rates of increase alone are a fairly accurate guide to the outcome of the interaction. Thus, in fig. 2c, such calculations confirm that the predator will control the prey at points A and B, but fail to do so at C and D. These conclusions, however, are based on calculation within the framework of an abstract system, as outlined above.

More Realistic Experiments

This leads to the question: How can the data from the breeding experiments be brought into more realistic relation with storage conditions? A similar question might be asked about the Gause type experiments, although their authors' interests lay in other directions. (Only Smaragdova (1936) reported an effect of temperature, a retardation of predatory activity above and below an optimum temperature level. This result differs from mine and Boczek's, but so also did the experimental set-up.) These questions have a general ecological significance. An obvious step is to conduct experiments with populations of the predator and prey in the actual medium concerned. I have the results of an incomplete series of such experiments (actually carried out in the 1940s), which I hope to continue and extend. The interpretation of these results is facilitated by the knowledge of the different temperature and humidity limits of the two species summarised in fig. 2. On the other hand the results give warning that the position of the dividing line in fig. 2c between conditions for predator dominance and conditions for prey dominance will have to be altered before the predictions will apply correctly to populations in grain. Thus in the laboratory experiments in grain at 25°C (in contrast to what happened at temperatures below 20°), the predator was able to control the prey even at a high humidity such as 90%.

Concluding Remarks

When an adequate experimental analysis has been completed, the application of the results to the interpretation of events in stored grain will be possible to the extent that adequate observations are made of the changes in populations of predator and prey and in the conditions of temperature and humidity in the grain. It will be necessary to take account of spatial distribution and migration, as well as of temporal changes in temperature, humidity and populations.

Considering the broad outlines of the natural control of *A. siro* in grain, it is now clear that, for the survival of this mite, not only must the temperature and humidity conditions fall within certain limits that are physiologically determined, but further, in the presence of the predator, they must fall within yet narrower limits, embracing only the cooler and moister conditions more favourable to *A. siro* than to the predator. Other factors that have been observed to influence its natural control in grain (Solomon, 1946) are local depletion of the wheat germ on which they chiefly feed, and general deterioration of the grain when its moisture content is unduly high. Either or both of these events can lead to drastic local reduction in the numbers of *A. siro*, by mortality, or by emigration into other parts of the grain, or both.

REFERENCES

- BOCZEK, J., 1959. Biologia i ekologia sierposza rozkruszkowca (*Cheyletus eruditus*) (Schränk 1781) — (Acarina, Cheyletidae). *Prace Nauk. IOR*, 1 (1), 175—230. — GAUSE, G. F., 1935. Vérifications expérimentales de la théorie mathématique de la lutte pour la vie. *Actualités sci. industr.* 277, 62 pp. — GAUSE, G. F., SMARAGDOVA, N. P. and WITT, A. A., 1936. Further studies of interaction between predators and prey. *J. anim. Ecol.* 5 (1), 1—18. — NORRIS, J. D., 1958. Observations on the control of mite infestations in stored wheat by *Cheyletus* spp. (Acarina, Cheyletidae). *Ann. appl. Biol.* 46 (3), 411—422. — SMARAGDOVA, N. P., 1936 (The interaction between phytophagus and predatory mites in relation to their environment and concentration). *Zool. Zh.* 15 (4), 720—730. — SOLOMON, M. E., 1946. Tyroglyphid mites in stored products. Ecological studies. *Ann. appl. Biol.* 33 (1), 82—97.

DISCUSSION

KUENEN: There obviously is still much misunderstanding in terms used. The weather certainly has great influence on abundance. At the north pole the non-existence of most animal species is due to climatic factors. But that does not mean that weather is a regulating factor.

Regulation surely means that more animals die when there are many and weather can be a factor there because when there are many specimens relatively more will be in unfavourable spots. Even if we agree that weather is usually not influenced by animal numbers, the effect of weather quite often is more severe in populations of high density.

BERTHET: Je voudrais insister sur le fait que les observations en nature ne sont nécessairement en accord avec celles en laboratoire. Ainsi au département du Prof. H. Debauche, à Louvain, j'ai eu l'occasion d'étudier en nature, par le méthode des marquages radioactifs, la mobilité de quelque espèces d'Oribatides de la litière des forêts. On a constaté que l'amplitude du trajet parcour par les acariens était positivement corrélée à la teneur en eau de la litière mais nous ne sommes pas parvenus à mettre en évidence une action de la température, même au cours d'expériences ayant duré plus d'un mois et durant lesquelles les variations de température furent importantes. Seule se manifeste une action saisonnière de la température en ce sens que durant les mois les plus froids, la faune reste immobile, alors que ses déplacements sont importants en été.

POPULATION DYNAMICS OF DACUS DORSALIS HENDEL AND OF ITS PRINCIPAL PARASITE, OPIUS COPHILUS FULLAWAY

H. A. BESS, F. H. HARAMOTO and A. D. HINCKLEY

Manuskript und Abstract nicht eingelangt

FACTORS IN INSECT LONGEVITY

MORRIS ROCKSTEIN

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

On the basis of controlled experiments involving about 8000 adult worker honey bees, it was found that summer "Italian golden" bees lived to a maximum of a little over two months (68 days) for indoor queenless colonies and somewhat below that value (51 days) in the case of normal hive bees. Studies on the NAIDM strain of house flies gave mean longevity values of 17 days for males and 29 days for females with corresponding maximum values of 58 days for males and 66 days for females, reared and maintained on a standard laboratory diet and under constant temperature, humidity and lighting conditions. Maintenance of adult house flies upon cane sugar and water alone, from adult emergence to death, had no appreciable effect on the male longevity but significantly lowered that of the female by about one-third. Recent experiments on the effect of parental age at time of oviposition on the offspring longevity will also be described. The relative importance of genetic and environmental factors in the longevity of insects will be discussed, in terms of these findings and those of other researches.

DISCUSSION

R. GALUN: Is there a difference in the basal metabolism between ♂ and ♀ that could explain differences in survival?

ROCKSTEIN: This was not studied.

H. C. CHIANG: Peachs studies on *Drosophila* showed that flies fed with water only and those fed on sugar and protein diets exhibited different survival curves. Has the author any data along this line?

ROCKSTEIN: None.

THREE PROBLEMS IN THE STUDY OF DIAPAUSE IN COCCINELLIDAE

I. HODEK and J. ČERKASOV

Entom. Inst., Czechoslovak Acad. Sci., Praha, and Chair Physiol. Zool., Charles Univ., Praha

Diapause in *Coccinellidae* has not been studied experimentally hitherto, probably because of the difficulty of rearing large numbers of aphids as food for the beetles. There are many published records of hibernation, most of which are purely descriptive, but there are a few which discuss the factors involved; among them is the important work of Dobzhansky (1922) who first called hibernation diapause.

We wish to draw attention to three problems on diapause which we encountered in our work on *Coccinellidae* (Hodek, Čerkasov 1958, Hodek, Čerkasov 1960), and which we think are of general interest in the subject of diapause of imaginal insects.

Imaginal dormancy in males

Most papers on diapause deal mainly with female insects, in which it is clear that the checking of ovarian development is not immediately caused by unfavourable environmental conditions. This is true of *Coccinellidae*, for the females, when transferred to optimal rearing conditions, recommence locomotory and feeding activity and their general metabolism rises; only the ovaries remain dormant. In contrast, in the males, the activity of the testes is inhibited only by low temperatures in hibernation quarters in late autumn and winter, and can be resumed at any time during hibernation when temperatures become sufficiently high. We regarded diapause in the males, therefore, as a mere quiescence of the gonads. In other respects, however, the dormancy of the males is analogous to that of females: both sexes build up considerable reserves of fat and glycogen and, at the same time, cease feeding and seek hibernation quarters where they aggregate. For this reason, therefore, we think it undesirable to regard quiescence and diapause as separate dormancy phenomena. An analogous situation was recorded by Woodward (1952) for several species of *Heteroptera*. We suppose that there are types intermediate between those showing typical quiescence and those with a complete diapause.

Latent tendencies in the natural univoltine cycle

The univoltine life cycle shown in nature by the Central European Coccinellids was shown to be influenced by environmental conditions, and that it was possible for a multivoltine cycle to appear under certain conditions. These latent tendencies could only be discovered by rearing the insects under optimal conditions which were often difficult to determine, because of their complexity: humidity, temperature, population density and amount and kind of food all affected the results. Only when the optimal conditions had been achieved was it possible to decide whether the life cycle was univoltine or potentially multivoltine.

The inter-action of environmental and hereditary factors

Our third problem, connected with the last, is the separation of the environmental from the hereditary factors, all of which determine the type of life cycle, a problem which is complicated by the heterogeneity of the population.

If *Coccinellidae* are reared artificially for several generations under optimal conditions, unambiguous results can be obtained on the effects of environmental factors on the induction of diapause. There is an inter-action of temperature with photoperiod, the latter being of greater significance. A long photoperiod appears to inhibit diapause; even at relatively low temperature; a short photoperiod induces diapause; but the pro-

portion of females which enter diapause is increased by lower temperatures and decreased by higher temperatures. Malnutrition increases the proportion of diapausing beetles.

But with the first generation of beetles collected from the field, the effects of environmental factors cannot be so easily determined. The results of experiments with wild insects vary from year to year and seem also to depend on the place from which the insects were collected. It seems likely, therefore, that hereditary factors are involved. The factors which cause diapause are thus very complicated and difficult to solve using such insects and it seems that the only possible way is to study many series of the insects descended from isolated pairs of beetles.

LITERATURE CITED

- DOBZHANSKY, F. G., 1922: Skoplenija i perelety u bozich korovok. Imaginalnaja diapauza u bozich korovok (Coccinellidae). Izv. otd. prikl. ent., Leningrad, 2: 103—123, 229—234. — HODEK, I., CERKASOV, J., 1958: A study of the imaginal hibernation of *Semiadalia undecimnotata* Schneid. in the open. Acta Soc. Zool. Bohemoslov., 22: 180—192. — HODEK, I., CERKASOV, J., 1960: Prevention and artificial induction of the imaginal diapause in *Coccinella 7-punctata* L. Nature, London, 187: 345. Ent. exp. appl. 4 (1961): 179—190. — WOODWARD, T. E., 1952: Studies on the reproductive cycle of three species of British Heteroptera, with special reference to the overwintering stages. Trans. R. ent. Soc., London, 103: 171—218.

DISCUSSION

R. C. DICKSON: Do these Coccinellids not enter diapause in the summer?

HODEK: Yes in the late summer they enter an aestivo-hibernation.

DICKSON: But did you not say that short day-length induces diapause?

HODEK: Coccinellids grown under optimum conditions in the laboratory enter diapause in response to short day-length but in the field the third generation has such a strong tendency toward univoltinism that 90% of them enter diapause even though the days are still rather long.

UNTERSUCHUNGEN ÜBER DEN EINFLUSS EXOGENER FAKTOREN AUF DIE METAMORPHOSE VON *IXODES RICINUS*

J. LOEW

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

Über die bisher durchgeführten Untersuchungen lassen sich folgende Ergebnisse zusammenfassen:

1. Die während der Vegetationsperiode gesammelten Tiere können im Laboratorium bei einer Temperatur von 15—30° und einer relativen Luftfeuchtigkeit von 70—100% gezüchtet werden. Das durchschnittliche Intervall für die Metamorphose beträgt 26 Tage. Unter gleichen Bedingungen werden von den Weibchen auch Eier abgelegt, aus denen Larven schlüpfen.
2. Die Winterruhe der Tiere kann durch „Langtagbedingungen“ unterbrochen werden, jedoch nimmt dabei die Anzahl der sich überlagernden Stadien progressiv zu. Die Umstimmung kann aber so weit gehen, daß verschiedentlich die Metamorphose auch bei sehr kurzer täglicher Expositionszeit und einer Lichtstärke von nur 5 lux vor sich geht.
3. Das kürzeste Intervall für die Metamorphose beträgt bei 24°C, 70% Luftfeuchtigkeit und einer täglichen Expositionszeit von 14 h/5 lux 22 Tage.
4. Die von verschiedenen Autoren geäußerte Ansicht, daß es sich bei der Metamorphose von *Ixodes ricinus* nur um einen hormonell gesteuerten Vorgang handelt, konnte nicht bestätigt werden. Es besteht vielmehr Anlaß zu der Annahme, daß die beschriebenen exogenen Faktoren ein Häutungshormon aktivieren.

SPEED OF GROWTH AND THE OUTCOME OF COMPETITION FOR FOOD BETWEEN LARVAE OF TWO STRAINS OF *DROSOPHILA MELANOGASTER*

K. BAKKER

Zoological Laboratory, The University, Leiden

The word competition has been used in many senses and this has evidently caused much confusion. An excellent analysis of the usage of the term is given by Birch in 1957. He proposes to confine the use of the word to the original very strict meaning. This will restore the usefulness of the word as a scientific term, which it appears to have lost by its vagueness and ambiguity. I entirely agree with his view.

Following Clements and Shelford (1939) whose definition I have slightly altered, I would define competition as a manifestation of the struggle for life in which two or more organisms exert a disadvantageous influence upon each other because their more or less active demands exceed the immediate supply of their common resources.

We may speak of competition when an average individual acquires less than it would get when other individuals did not share their requirements with it.

The harmful influence is generally mutual, but, due to variability in relevant characters, competitive ability is different and the degree of harm will not be the same for each individual.

It is important to distinguish between the phenomenon of competition and its ultimate results, as the latter are highly dependent on the degree of similarity in competitive ability of the competitors and on the nature and supply of the requisite for which the organisms compete. When competitive ability is very unequal, the result will be that one group of competitors is quickly eliminated. On the other hand, competition in identical organisms would end in drawn game. In this theoretical case all competitors get an equal part of the supply of requirements, provided that this supply can be divided up into as many parts as there are competitors, which is not always the case (e. g. nesting holes).

Competition is, essentially, one of the many ways in which the struggle for existence manifests itself. It can be an agency in evolution when heritable characters are of such a kind that the ultimate reproduction of the successful animals is less affected by the competitive "struggle" than the reproduction of their unsuccessful rivals. In this way the composition of the species population or — in the case of interspecific competition — of the community, will change.

In this paper I will discuss the results of some experiments on the competition for food between larvae of two strains of *Drosophila melanogaster*. Most studies on competition have been concerned mainly with the numbers of survivors and their condition. The main aim of this investigation was to study the characters which determine success in the competitive struggle.

From the definition of competition given, it follows that competition is not necessarily coupled with high densities. However, in the literature on competition in dipterous larvae often "effects of crowding" and "effects of density" are confused with "effects of competition" or even said to be synonymous.

If pure adverse density effects exist, they should, if possible, be excluded from experiments on competition for food.

An experiment was devised which would decide whether there is any harmful mutual influence dependent on density alone. By an appropriate technique in which a layer of yeast was spread out on the surface of an agar substratum of constant volume,

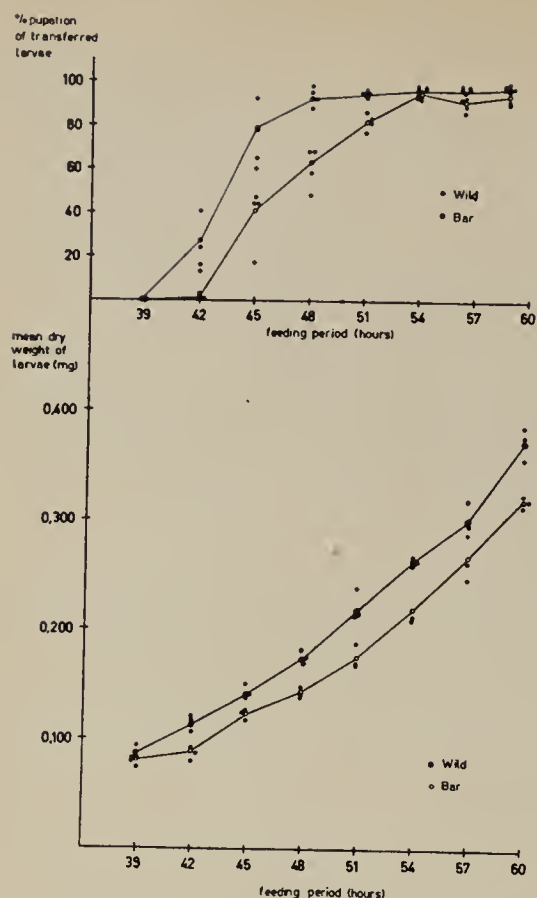


Fig. 1.

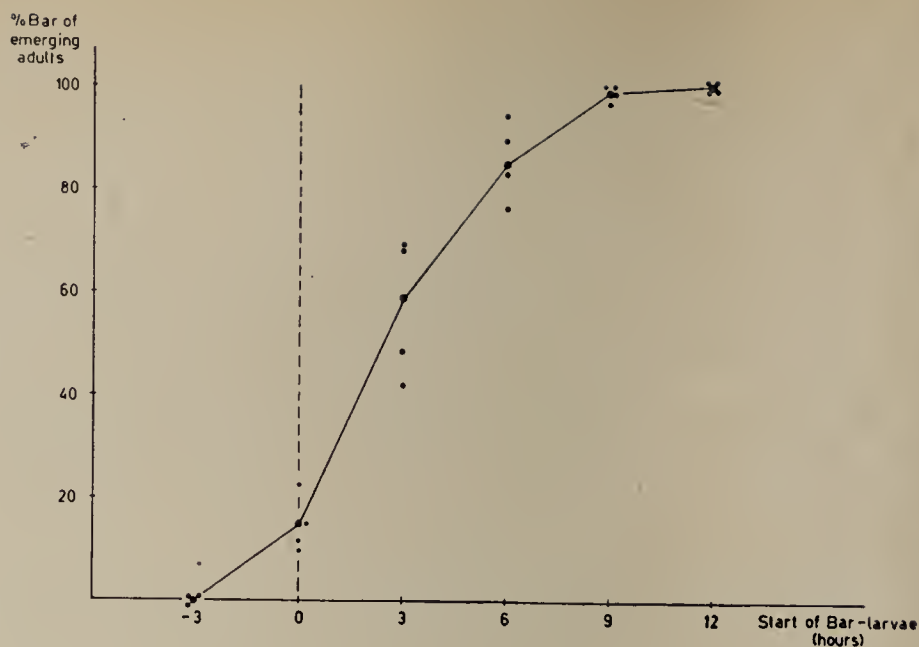


Fig. 3.

the amount of actual food could be increased while the size of the surface of the food remained the same and the volume of the medium increased but little. From 30 to 360 larvae were put on 3 ml of agar medium with a small amount of yeast per larva, which was the same for all densities and just sufficient for them to pupate. Competition for food was thus the same at all densities, but harmful crowding effects, if any, should increase enormously with density.

We found, however, in this case that neither the percentages of larvae which became adults, nor the mean weights of the emerging flies were distinctly affected by increasing density. There must be, of course, a certain upper limit to density, beyond which "crowding" inevitably becomes harmful, but this limit lies here rather high.

As competition takes place owing to the fact that a group of larvae feeds on a limited food supply, we must know how much food they need and how their growth and development proceeds. Furthermore we should realise the essential difference between single larvae and groups of larvae feeding on an small quantity of food.

During long discussions with my colleague Fuchs we have extended and elaborated the considerations given to the subject by Chiang & Hodson (1950). This resulted in the following line of thought.

With excess food, the feeding period of a larva is limited by the endocrine induction of pupation. When food is scarce, however, this feeding period is limited by the exhaustion of the food supply. The larva has to reach a certain minimum weight in order to be able to pupate.

In single larvae cultures with different amounts of food, speed of feeding is generally no decisive factor for success, because the moment of exhaustion of the food supply is fixed by the larva itself. The rate of feeding has no influence whatever on the amount of food the larvae can obtain. Here, thus, total food requirement is the most important factor.

However, in a group of larvae, differences in speed of feeding become extremely important. The successful competitors may consume more than their share and succeed in pupating, while their unsuccessful brethren may die of food shortage. Here, also, a low food requirement may be an advantage.

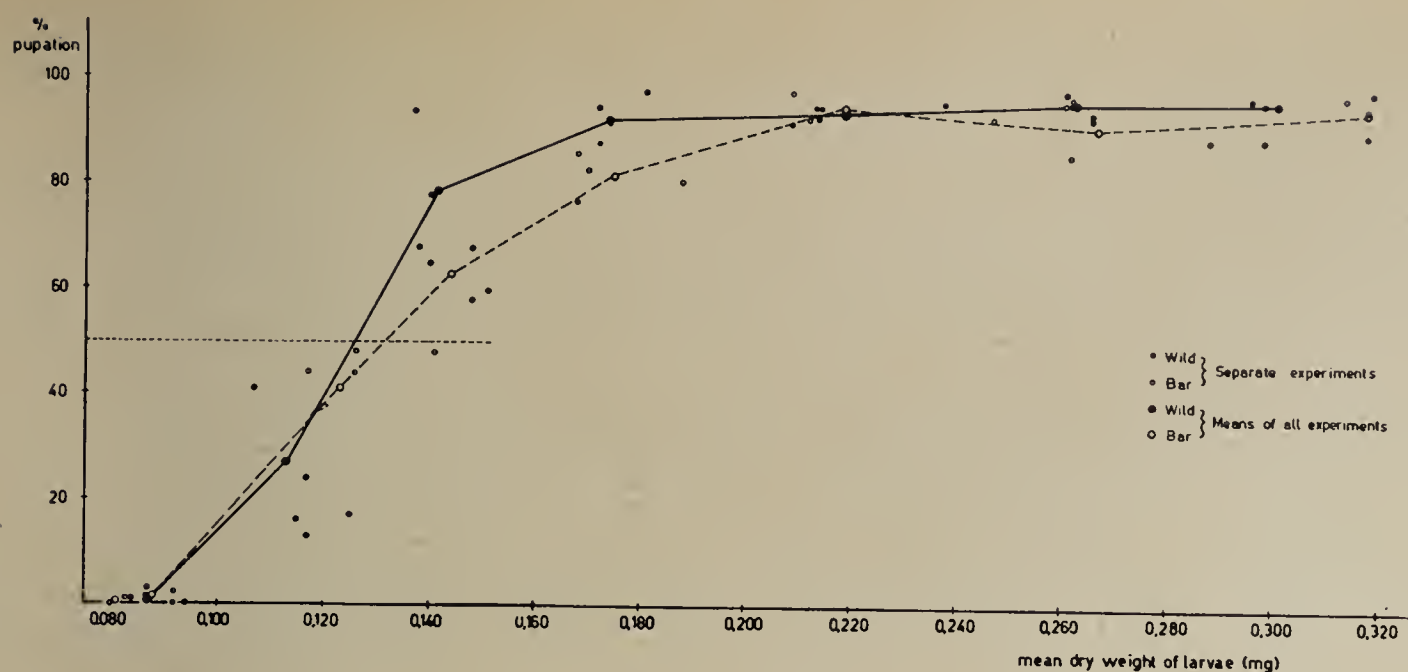


Fig. 2.

In competition, important characters for success could thus be:

1. a high speed of feeding, and
2. a low food requirement.

The second factor can be split up into two components. A larva may have a low food requirement because its minimum weight which allows it to pupate is low, or, on the other hand, because it uses the food very efficiently and produces much biomass from the food eaten.

An analysis was made of these three factors in a Wild-type strain and a mutant strain Bar of *Drosophila melanogaster*.

In competition experiments, the food supply is exhausted at a certain moment. We may imitate this situation by taking larvae of both strains from the food after different feeding periods. I have studied specially the feeding periods between 39 and 60 hours (at 25°C), because in this period the critical minimum weights are reached by all individuals. From the samples of larvae which were taken from the food after different periods, about one half of the larvae was always dried and weighed and the others were transferred to agar without food to study their future fate, i. e. whether they pupated or not.

From fig. 1 it is obvious that the Wild-type larvae grow faster than the Bar larvae. In fact, in the period covered by the investigations, Wild larvae reach a certain weight about three hours before the Bar larvae. When we look at the upper graph, which gives the percentage pupation after different feeding periods, we see that the Wild-type larvae can pupate after shorter feeding periods than the Bar larvae. Fifty per cent pupation occurs about 3 hours earlier in the Wild-type larvae.

When both graphs are combined, we get the percentage pupation as a function of mean weight. Though there is some difference in the region of the higher percentages in favour of the Wild-type larvae, 50% pupation is reached by both strains at about the same mean larval weight (Fig. 2).

This means, that the mean minimum weights of the two strains are largely the same.

In competition experiments in which 100 larvae of both strains are put on an amount of 80 mg yeast, which is insufficient to enable pupation of them all, only about 40% of the larvae succeed in reaching the adult stage. Of these adults about 85% are Wild-type and only 15% Bar (fig. 3). Assuming that the difference in speed of feeding between the two strains is responsible for the greater success of the Wild larvae, this superiority must disappear when the Bar larvae are given a start of 3 hours. The growth

curves of the two strains would then coincide, and the larvae will be equal in mean weights and consequently have equal possibilities for pupation. We actually found in this case, that on the average 59% of the emerging adults were Bar.

Furthermore, if the Bar larvae get a start of 6 hours, the situation would be exactly the reverse of the situation in which Wild and Bar larvae begin feeding at the same moment. This is shown by the results, because in this case we found 85% of the emerging adults to be Bar. When the Bar larvae got starts of 9 or 12 hours, these percentages became 99 and 100.

To complete the picture, in one experiment the Wild-type larvae got a start of 3 hours. The results came up to the expectations, because no Bar adults emerged in this case.

The third main decisive factor in the outcome of competition for food is the efficiency in use made of the food eaten. This was investigated by giving groups of larvae of both strains an amount of food which was entirely consumed. Afterwards, total dry biomass of the emerging flies was determined. In both strains the mean percentage of the dry food which was ultimately incorporated in the flies was 15%.

The conclusions seems justified that in this case the outcome of competition is largely a matter of speed of feeding, as minimum weight and efficiency are the same in both strains.

The techniques given may prove to be useful for the analysis of adaptive values in population genetics. The construction of growth curves and the determination of minimum weights as well as the calculation of efficiency, all under different conditions, give relatively rapid and valuable information which can be used for the prediction and explanation of the results of larval competition between mutants or species.

Ulliyett (1950) seems to have been the first investigator who used these characteristics for his study of competition in blow-fly larvae, but he could not go into such detail as was possible here.

REFERENCES

BAKKER, K., Ent. exp. et appl. 2 (1959): 171—186. — BIRCH, L. C., Am. Nat. 91 (1957): 5—18. — CHIANG, H. C., and A. C. HODSON, Ecol. Mon. 20 (1950): 173—206. — CLEMENTS, F. E., and SHELFORD, V. E., Bio-ecology (1939). — ULLYETT, G. C., Phil. Trans. Roy. Soc. London, B 234 (1950): 77—174.

DISCUSSION

P. FUCHS: As my colleague Bakker has stated, "effects of competition" are not necessarily coupled with high densities and should not therefore be confused with "effects of crowding" or "effects of density". An experiment which would decide whether there is any harmful mutual influence dependent on density alone, was described by him. With the techniques he used, he did not find any "effect of density".

However, in experiments with *Musca domestica* we have obtained a different result.

In a series of vials with 5 ml agar medium (surface-area about 2.75 cm²) the rate of growth of larvae of our BPM-strain was determined at densities of respectively 10, 40 and 160. Even during the period when food was still available, the rate of growth was lower at higher densities.

This differential rate of growth may be explained in the following way. In our semi-solid agar medium in which the food is distributed as homogeneously as possible, the larvae burrow soon after hatching in a more or less vertical position into the medium, the posterior spiracles extending out of the agar. They move downwards gradually, exploiting at the same time the upper layer of the agar medium. A semi-liquid substance which remains after the larvae have fed takes the place of the upperlayer and thus covers the unexploited lower food-layer. The growth of the larvae, which involves an increase in length, is accompanied by a gradual increase of the thickness of this semiliquid upper layer; and this increases more quickly with a greater number of feeding larvae. This means that the moment at which the length of the larvae and the thickness of the semi-liquid upper layer become equal, is achieved earlier in populations of high density than in those of low density. From

this moment on the larvae are able to eat only at intervals as they have to return to the surface for respiration. As a consequence of this situation the rate of growth is retarded at high densities.

Starting from the definition of competition given by Bakker, it remains questionable whether we may speak in this case of an "effect of density".

For, the lower rate of growth of the larvae at high densities is caused primarily by the interruptions in taking food: in fact, according to the last part of the definition given by Bakker, "the more or less active demands of the larvae exceed the immediate supply of their common resources".

Call these effects as we would, it appears that they depend highly on the accessibility of the food. With an equal amount of food and an equal number of larvae, the outcome will depend on the accessibility of the food.

The influences of density on the average amount of food per larva and on the accessibility of the food can be investigated separately. The possibility of analysing these two components is more important than a dispute as to whether we may speak of "effects of competition" or "effects of density".

L. P. LEFKOVITCH: In *Cryptolestes turcicus* increase in density appears to cause an increase in developmental period but a decrease in adult weight. This is modified by cannibalism of the earliest animals to pupate by the remaining larvae resulting in higher weight in these individuals when they become adult.

H. C. CHIANG: There was a rebound of the weight of pupae from larvae reared at extremely high density. This phenomenon has been found in *Drosophila* and several other insects.

R. W. HOWE: In *Tribolium castaneum* rapid growth is correlated positively with a heavy weight at pupation. However, there is a complication in that the populations are polymorphic and a second group with a slower growth rate occurs. In this also the quicker growing individuals are heaviest. The second group is heavier than the first.

AN EXPERIMENTAL AND THEORETICAL APPROACH TO THE AGE STRUCTURES OF POPULATIONS OF CONTINUOUSLY BREEDING ANIMALS

L. P. LEFKOVITCH

Manuskript nicht eingelangt

ABSTRACT

An experimental and theoretical study of a population of *Lasioderma serricorne* initiated by animals at one stage of development at 30°C, 60% R. H. with unlimited food and with density effect almost entirely eliminated has lead to the following general conclusions:

a) Many generations (in the experimental animal at least 16) must elapse before the age structure becomes more or less constant.

b) Initially, the population can increase several times as fast as the rate indicated by the innate capacity for increase (5—6 times as fast in *Lasioderma*).

c) Estimates of population size in continuously breeding species made by the estimation of one stage only is dangerous, since any one stage may vary considerably in proportion to the remainder of the population.

The error in the value for the innate capacity for increase resulting from considering that developmental periods are normally distributed about their means rather than the observed leptokurtic, positively skewed frequency distribution is briefly considered.

A PHYSIOLOGICAL COMPARISON OF TWO INBRED POPULATIONS OF *DROSOPHILA MELANOGASTER* FROM GEOGRAPHICALLY AND CLIMATICALLY DIFFERENT AREAS

ALEXANDER WOLSKY

Fordham University, New York City, USA

In 1955 stocks of *Drosophila melanogaster* were collected in Central Java, in the vicinity of Jogjakarta by Mr. M. S. A. Sastroamidjojo (at that time lecturer at Gadjah Mada University in Jogjakarta), who kindly sent them for identification and study to the author. After inbreeding the flies for more than 50 generations a detailed study was undertaken in order to compare them with specimens of a standard Oregon-R stock (similarly inbred for several years) from a physiological-developmental point of view. In the following the main results of this comparison will be briefly reported.

The rate of metabolism, as measured by the oxygen consumption of pupae with Warburg's manometric method during the first 45 hours of metamorphosis, was found to be lower in the Java specimens. The rate of respiratory metabolism during metamorphosis is known to follow a U shaped curve, that is it starts with high values, decreases gradually and then rises again and reaches by the time of hatching approximately the initial level (see e. g. Wolsky 1938). Thus the first 45 hours (i. e. about the first half of metamorphosis) represents the descending branch of the U shaped curve. (It was found more satisfactory to measure this branch rather than the oxygen consumption over the whole pupal period because the length of metamorphosis shows considerable differences and variations, as will be shown below.) The data, calculated as oxygen consumption per mg dry body weight show statistically significant differences, the Java pupae giving consistently lower values (Table I). Earlier data (Wolsky and Wolsky 1959), which were calculated as oxygen consumption per pupa did not reveal the differences, because the Java pupae are heavier than the Oregons.

The lower rate of metabolism in the Java pupae was confirmed by W. R. Smith working in the author's laboratory (Smith 1959) who measured the length of metamorphosis at different temperatures and humidities. The Java pupae were under all conditions somewhat slower in their development than the Oregons, except in two instances: at the higher temperature at 100% relative humidity and at the lower temperature at 0% relative humidity the metamorphosis of the Oregon pupae was slower, obviously because these extreme humidity conditions were somewhat un-physiological (Table II).

Smith (1959) has also demonstrated the lower rate of metabolism in the Java specimens with another, indirect method, in the imaginal stage. Keeping flies without food from the time of hatching under different temperature and humidity conditions and measuring the time of their survival he found that two different cultures of the Java flies (one from a hillside locality, the other from a town) were considerably more resistant to starvation than the Oregons (Table III). This is considered to be an expression of the lower "rate of living" (Heuts 1947, 1948) of the Java flies, enabling them to use up their reserves less rapidly.

Finally a study was undertaken to obtain indirect information concerning the flying ability of the Oregon and Java flies and the significance of this characteristic in their life. Body size (expressed in the length of the tibia of the first legs, which was shown to be a representative value) and wing length were measured and the wing/tibia ratio calculated. The results are shown in the upper half of Table IV. (Preliminary data in McGann and Wolsky 1959.) They reveal that, although the Java flies are considerably larger, their wings are relatively shorter than those of the Oregon flies, indicating

Table I.
Oxygen consumption of pupae in the first 45 hrs. of metamorphosis
Oregon: 141.3 ± 5.45 cu mm O₂ per 1 mg dry weight
Java: 104.1 ± 3.64 cu mm O₂ per 1 mg dry weight
Difference: 37.2 ± 6.54 (critical ratio 5.69)

Temp.	Popul.	Relative humidity				
		0%	56%	76%	92%	100%
25°C	Java	5.34 (.07)	4.28 (.06)	4.30 (.06)	4.18 (.06)	4.13 (.05)
	Oregon	4.16 (.05)	4.02 (.02)	3.86 (.05)	3.95 (.05)	4.96 (.05)
18°C	Java	9.73 (.12)	9.47 (.12)	9.76 (.07)	10.32 (.12)	10.28 (.16)
	Oregon	9.85 (.09)	9.11 (.11)	9.38 (.10)	8.97 (.05)	8.78 (.09)

Table III.
Survival time (in days) of flies starved from hatching (W. R. Smith). In brackets standard error

Temp.	Popul.	Relative humidity				
		0%	56%	76%	92%	100%
25°C	Java	1.33 (.07)	2.36 (.08)	2.98 (.05)	3.54 (.10)	3.49 (.07)
		1.27 (.08)	2.53 (.08)	2.90 (.29)	3.44 (.07)	3.12 (.08)
	Oregon	1.00 (.08)	1.70 (.07)	2.27 (.07)	1.81 (.07)	2.38 (.08)
18°C	Java	3.00 (.13)	5.97 (.18)	7.49 (.10)	7.41 (.15)	6.84 (.12)
		2.37 (.15)	5.51 (.10)	6.34 (.12)	6.76 (.15)	6.97 (.12)
	Oregon	1.28 (.09)	4.21 (.13)	4.86 (.15)	5.22 (.09)	4.86 (.09)

Table IV.
Dimensions of flies in microns. (Averages, based on 100 measurements, with standard error)

Measure	Oregon		Java	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Wing	1906 ± 27.6	2240 ± 34.8	2238 ± 9.0	2494 ± 9.8
Tibia	408 ± 4.1	433 % 6.4	542 ± 3.3	554 ± 3.2
W/T	1.91 ± .02	2.04 ± .03	1.65 ± .01	1.76 ± .01
Java ♀/Oregon ♂		Oregon ♀/Java ♂		
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
Wing	2164 ± 23.4	2464 ± 22.4	2279 ± 24.8	2676 ± 21.2
Tibia	501 ± 5.5	512 ± 5.0	510 ± 5.7	537 ± 6.2
W/T	1.71 ± .02	1.91 ± .02	1.77 ± .02	1.92 ± .02

Summary of data Wing: Oregon 2073; Java 2366; F₁ hybrid 2396.
Tibia: Oregon 421; Java 548; F₁ hybrid 515.

that they are less efficient fliers. The significance and "usefulness" of this fact was established on the basis of the following consideration (Wolsky 1960):

Cross breeding of inbred stocks generally leads to a heterosis ("hybrid vigor") of the F_1 generation (for *Drosophila melanogaster* see e. g. Mulrennan 1958). This is assumed to be due to co-adapted gene complexes ("supergenes") in the inbred populations, which give the specimens, carrying them, some selective advantage. If such gene complexes of different populations meet in the F_1 "hybrids", the advantages of the two sets will be pooled and the result will be heterosis. This heterosis disappears however in the F_2 generation because the gene complexes break up through crossing over when the F_1 flies are forming gametes (see e. g. Dobzhansky 1959). Accepting this concept it becomes obvious that a character, which is more significant in the life of an individual and a population (i. e. one, which is under strong selection pressure) will have more (and more powerful) co-adapted gene complexes than a character, which is indifferent from the point of view of survival. Consequently one would expect that in population hybrids those characters, which have adaptive significance in the life of the individual and the population, will exhibit a greater degree of heterosis in crossbreeding than the indifferent characters. Of course, this reasoning can be applied only to the comparison of related quantitative characteristics, such as, for example, two different body dimensions, as in our case.

Crosses made between Java and Oregon stocks, while showing a certain patrocline dimorphism, clearly indicate that the wing length is more increased in the F_1 (compared with parental stocks) than the tibia length (Table IV, lower part). While the wing length in hybrids is greater than either the Java or the Oregon value, the hybrid tibia length remains between the Java and Oregon values.

These comparisons show that many of the physiological characteristics of the two populations are well adapted to the geographical and climatic conditions under which the populations live. The relatively shorter wing of the Java flies and the greater heterosis of the wing length in the F_1 hybrids indicates that this character is associated with the oceanic island character of Java. Although Java is a very large island (48,500 square miles) it is rather narrow and the sea is only some 20 miles from Jogjakarta on the south and 60 miles on the north. The significance of wing reduction for insects on islands is well known since Darwin's time and was demonstrated experimentally with *Drosophila* by L'Héritier, Neef and Teissier (1937). The present case is a confirmation of the general tendency.

Another type of adaptation is demonstrated by the remarkable differences in the rate of metabolic (and developmental) processes. They show that a population, living in a tropical climate, where the average temperature is relatively high (Java), adapts itself to this condition by a reduced rate of metabolism, i. e. in a regulative compensatory manner. This enables the specimens of the population to exhibit at the average temperature of their tropical habitat the same "rate of living", which members of another population from the temperate zone (Oregon) show at the lower average temperature of their ecological "niche". Such regulative-compensatory adaptations have been shown in many instances, notably in early developmental processes of different aquatic organisms (cf Wolsky 1958) and it seems that they constitute a major general rule among the phenomena of climatic adaptation.

(The work, on which this paper is based, was supported in part by U.S. Public Health Service research grants RG-5844 (A) and RG-6713.)

REFERENCES

- DOBZHANSKY, TH. (1959): Evolution of genes and genes in evolution. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 24, 15. — HEUTS, M. J. (1947): Influence of humidity on the survival of different chromosomal types in *Drosophila pseudoobscura*. Proc. Nat. Acad. Sci.,

Washington, 33, 210. — HEUTS, M. J. (1948): Adaptive properties of carriers of certain gene arrangements in *Drosophila pseudoobscura*. *Heredity*, 2, 63. — L'HERITIER, P., NEEFS, Y. and TEISSIER, G. (1937): Aptérisme des insectes et sélection naturelle. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 204, 907. — MCGANN, Mo. J. C. and WOLSKY, A. (1959): A biometric comparison between two geographically isolated populations of *Drosophila melanogaster*. *Anat. Record*, 134, 602. — MULRENNAN, Sr. C. A. (1958): The influence of inbreeding and crossbreeding on the vital statistics of geographically isolated populations of *Drosophila melanogaster*. Ph. D. Dissertation, Fordham Univ. — SMITH, W. R. (1959): A study of physiological differences in the reaction to temperature and humidity of populations of *Drosophila melanogaster* Meigen from different geographical areas. Ph. D. Dissertation, Fordham Univ. — WOLSKY, A. (1938): The effect of carbon monoxide on the oxygen consumption of *Drosophila melanogaster* pupae. *J. Exp. Biol.* 15, 225. — WOLSKY, A. (1958): The geographical variation of early cleavage processes in marine eggs. *Proc. 8th Pacific Sci. Congr.* (Manila, 1953), 3, 505. — WOLSKY, A. (1960): The heterosis of inter-population hybrids of *Drosophila melanogaster*. *Proc. 1st All-India Congr. Zool.* (Jabalpur, 1959). In press. — WOLSKY, M. de I. and WOLSKY, A. (1959): The rate of respiratory metabolism in two geographically isolated populations of *Drosophila melanogaster*. *Anat. Record* 134, 657.

DISCUSSION

K. BAKKER: In my experiments in which larvae of *Drosophila melanogaster* were starved, the emerging small flies had relatively larger wings. This is in accordance with Prof. Wolsky's findings, because here the Oregon flies had larger wings than the Java flies. Maybe it is a general phenomenon that the smaller flies have larger wings. It seems to me a rather nebulous hypothesis to relate this phenomenon to the "oceanic island" theory of Darwin, especially because Java is a rather large island.

H. C. CHIANG: It is most interesting to note the activity of the Java strain to stand extreme combinations of temperature and humidity. Wonder if this ability is correlated to the conditions of the natural habitats of the flies?

EFFECT OF INBREEDING AND CROSSBREEDING ON POPULATIONS OF INSECTS

NEELY TURNER

The Connecticut Agricultural Experiment Station New Haven, Conn., USA

The possibility that inbreeding and crossbreeding may affect the numbers of insects in nature has been proposed by Turner (1960). As Dobzhansky (1950) has said, inbreeding of normally crossbred species usually leads to loss of vigor and intercrossing usually restores the normal level of vigor.

The preliminary report showed that inbreeding *Oncopeltus fasciatus* for four to six generations did reduce the number of progeny, and crossbreeding of the inbred strains restored vigor and in some cases gave evidence of heterosis. Similarly crosses of strains from Ontario, Canada, and New Haven, Connecticut, showed evidence of hybrid vigor.

The inbreeding and crossbreeding of *Oncopeltus* has been continued, and this report will summarize the more significant findings of the results of about ten generations of inbreeding. Ten lines of inbreds were started from individual pairs from the standard laboratory strain (Std). Three failed to reproduce after six to eight generations of

inbreeding, and another succumbed after nine generations. Thus, only six of the ten lines survived for ten generations of inbreeding. The reproductive capacity of these six, and of line H which did not produce a tenth generation, has been determined by caging individually twenty males and females from each line, with the results summarized in Table 1. It is obvious that all of the inbreds were less productive than the standard, and that the Canadian strain (Can) was even less productive than the inbreds.

Table 1.
Average progeny from twenty pairs of seven inbreds,
Standard and Canadian strain of *Oncopeltus*

Strain	Per cent Pairs Fertile Eggs	Av. Offspring /pair
H ₉	50	33
C ₉	75	62
Can	65	22
Std	85	214
D ₁₀	35	44
E ₁₀	60	58
G ₁₀	75	120
B ₁₁	55	50
J ₁₁	30	24
Std	70	148

The Canadian strain was obtained from the laboratories of the Ontario Agricultural College, Guelph. It had been reared in the laboratories for some time, and may have been inbred. A strain was obtained from Illinois by collection of adults in the field. This strain proved to be intermediate in vigor. When crossed with standard and Canadian strains (Table 2) all crosses but one were much more productive than either parent strain, and that one was as productive as the most vigorous parent strain. These results suggest that these three strains from widely separated points must be somewhat inbred, or evidences of heterosis would not appear.

Table 2.
Average number of eggs and adults produced by five
pairs of three strains and of crosses

Strain	Eggs	Adults
Canadian	395	57
Illinois	272	125
Std (Conn.)	575	175
Can X Ill	666	191
Ill X Can	554	388
Std X Ill	607	178
Ill X Std	961	335

Discussion

The large milkweed bug *Oncopeltus* is widely distributed in the United States and southern Canada. It feeds on milkweed (*Asclepias*), a perennial weed usually growing in small areas. The bug does not fly freely, and thus there is a potentiality for inbreeding in nature. The bug has one generation a year in Connecticut, but will breed continuously in the laboratory. Thus, those reared in the laboratory may be selections from field genetic stock adapted to laboratory conditions. Nevertheless, the results of the tests indicate that vigor is further depressed by close inbreeding, and restored by crossbreeding.

Cole (1957) has noted that small populations lack genetic variability, and that this may be aggravated by inbreeding. He (1958) has also proposed that the apparently cyclic occurrence of large populations of some animals is entirely consistent with a sequence of random numbers. Fluctuations of populations of the gypsy moth (*Porthetria dispar*) follow such a pattern. In Connecticut, a massive outbreak of this insect collapses very abruptly, whether or not it is controlled by spraying. In the succeeding few years, it is difficult to find the pest in the woodlands where the outbreak occurred. It is reasonable to assume that the very few survivors of the collapse are widely separated, and that since the females cannot fly, the possibility for inbreeding is high. Therefore, the numbers increase very slowly until the individual inbreds are mixed to provide for crossbreeding. Thus, any factor which increased probability of crossbreeding would set the stage for a massive increase in population.

The proposal of Franz (1949) that outbreaks of insects may collapse as a result of inbreeding does not rule out the possibility of outbreaks developing because of crossbreeding. In fact, it lends support, because segregation of the inbred strains should follow random mating of the hybrids.

Finally, the crossbreeding hypothesis suggests that the genetics of the insect is also a determining factor in fluctuation in populations, along with climate, food supply, disease, and parasites and predators.

REFERENCES

- COLE, L. C., 1957. Sketches of general and comparative demography. Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 1—15. — COLE, L. C., 1958. Population Fluctuations. Proc. 10th Int. Cong. Ent. 2: 639—647. — DOBZHANSKY, T., 1950. Genetics of natural populations of *Drosophila obscura*. Genetics 35: 288—289. — FRANZ, J., 1949. Über die genetischen Grundlagen des Zusammenbruchs einer Massenvermehrung aus inneren Ursachen. Z. Angew. Ent. 31: 228—260. Rev. Appl. Ent. 40: 16, 1952. — TURNER, N., 1960. The effect of inbreeding and crossbreeding on the numbers of insects. Submitted to Ann. Ent. Soc. Amer.

DISCUSSION

WOLSKY: I wonder if Dr. Turner has any explanation for the persistence of hybrid vigor in the F_2 generation. We know cytological mechanisms in *Drosophila subobscura* and in other *Drosophila* species which occasionally prevent crossing-over and thus preserve the co-adapted gene complexes. But I wonder if in *Oncopeltus* there is any evidence for the existence of such mechanisms.

TURNER: No.

RESISTANCE TO DDT AND CHLORDANE IN THE GERMAN COCKROACH FOLLOWING DISCONTINUANCE AND RESTORATION OF SELECTION

JAMES MCD. GRAYSON

Virginia Agricultural Experiment Station, Blacksburg, USA

Considerable information is now available on persistence of resistance in several insect species following discontinuance of insecticide exposure. Lindgren and Dickson (1945) found no loss of resistance to HCN after 65 to 70 generations of laboratory rearing of an HCN-resistant strain of the California red scale collected from the field. Variable reports have been made on stability of resistance to DDT in the housefly. No real loss of resistance to DDT after 17 generations of no insecticidal exposure was found by Bruce (1949), after 30 generations by Bruce and Decker (1950), and after 35 generations by March (1952). Slight loss of resistance after 10 or 11 generations was reported by Barber and Schmitt (1949). Variable results were obtained by King (1950) with houseflies collected from 14 different localities and reared in the laboratory without further exposure to DDT. On the other hand, considerable loss of resistance has been reported after 14 generations by King (1950), after 26 generations by Harrison (1950), and after 22 generations by Pimentel et al. (1953). In some cases, housefly strains which had shown stability for DDT resistance were later found to have declined in tolerance (Norton 1953; Sokal and Hunter 1955). Keiding (1958, 1959) has reported moderate to considerable loss of resistance to DDT, Diazinon, and other organic phosphate insecticides in houseflies following discontinuance of use in the field or exposure in the laboratory; however, the factors for resistance appeared to remain in the populations and the orders of resistance to persist above certain levels. Pimentel et al. (1953) obtained complete loss of resistance to lindane in the housefly after 20 generations without exposure to any insecticide.

A low order of resistance to DDT was found in a DDT-resistant strain of the German cockroach after it had been reared for nine generations without insecticidal exposure (Fisk and Isert, 1953). Previous reports by Grayson (1957, 1958) on insecticide-resistant strains of the German cockroach have indicated a gradual loss of resistance to lindane or chlordane, but a rapid loss of resistance to DDT, following discontinuance of selection.

Apparently, only limited data are available on the effects of restoring insecticidal pressure to strains that were originally resistant. Perry and Hoskins (1951 a, 1951 b) produced a highly DDT-resistant strain of houseflies from a single generation of pressure to a resistant strain that had been reared for at least 20 generations without insecticidal exposure; the high resistance was maintained for 10 generations without further selection pressure. Reapplication of DDT pressure for eight generations produced an increase in resistance in the Torre in Pietra strain of housefly (Harrison 1952); culturing of the strain for the next 12 generations without DDT resulted in little decline in resistance. Peffly and Shawarby (1956) found that resistance to BHC was largely restored in Egyptian houseflies following reapplication of BHC at weekly intervals for 6 weeks; however, no treatment during the following 14 weeks allowed resistance to return to nearly pre-treatment levels.

Presented here are the results obtained from discontinuing insecticidal exposure in DDT- and chlordane-resistant strains of the German cockroach, and restoring selection pressure after resistance had dropped to a rather low point.

Resistant Strains

The chlordane-resistant strain was obtained from Corpus Christi, Texas, in 1952, the resistance having arisen in a natural population of the German cockroach following sustained use of chlordane (Grayson, 1954). By early 1954 the strain was five or six generations removed from the original strain, and it was about eight or nine generations removed when exposure to insecticides was discontinued in 1955. During this time an effort was made to maintain the original level of resistance by periodically placing the strain under selection pressure from chlordane. A culture for study of stability of resistance to chlordane was started in early 1954, and another culture was established in midyear of 1955.

The DDT-resistant strain arose as a result of laboratory induction of resistance through selection with DDT (Grayson 1951, 1953). The strain was kept under constant selection pressure prior to discontinuance of insecticidal exposure in the spring of 1955.

Methods and Materials

The procedure in rearing the cockroaches was similar to that previously described (Grayson 1951) except adult breeders for each generation were kept in one-gallon, glass battery jars and the nymphal offspring were removed to four-gallon aquaria. When space was available, the cultures were placed under conditions of controlled temperature and humidity; otherwise they were maintained under normal laboratory conditions. The roaches were handled in a manner to permit keeping an accurate record of the generations following discontinuance of insecticidal exposure. When selection was restored, nymphs from one-half to three-fourths grown were placed on panels in a battery jar, all surfaces available to the roaches having been treated with the appropriate insecticide. The desired mortality was approximated by varying the concentration of toxicant and length of exposure period. Those surviving greater than 65 per cent mortality were used as breeders for the next generation.

Toxicological procedures identical to those previously described for chlordane (Grayson 1954) and for DDT (Grayson 1953) were employed in order that the results from the selection-discontinued, selection-restored, and parental strains would be comparable.

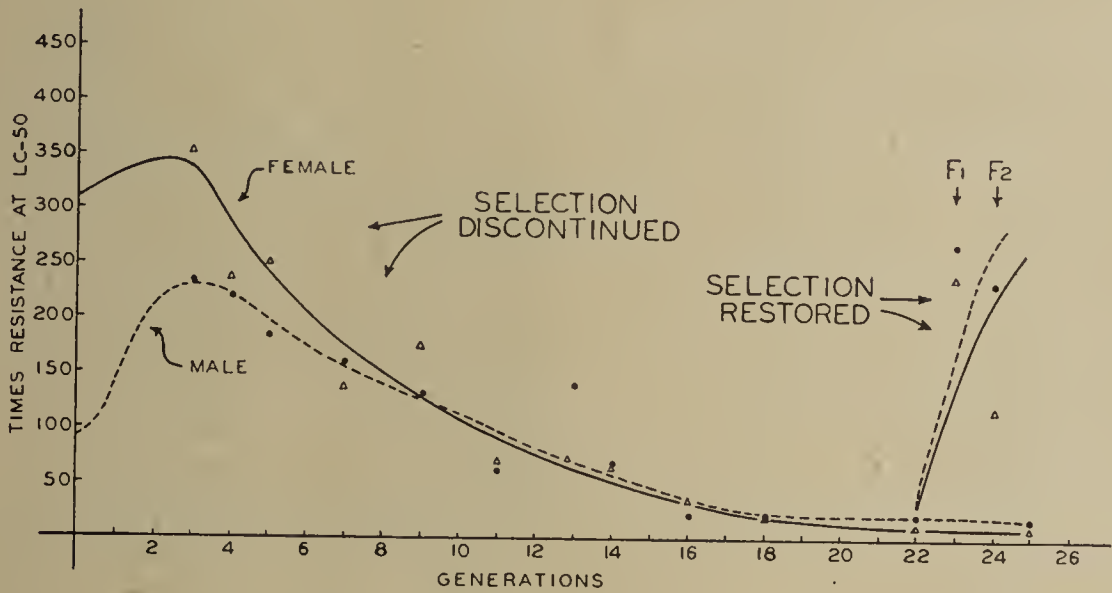


Fig. 1. Response of a chlordane-resistant strain of the German cockroach to discontinuance of selection, followed by restoration of selection to chlordane.

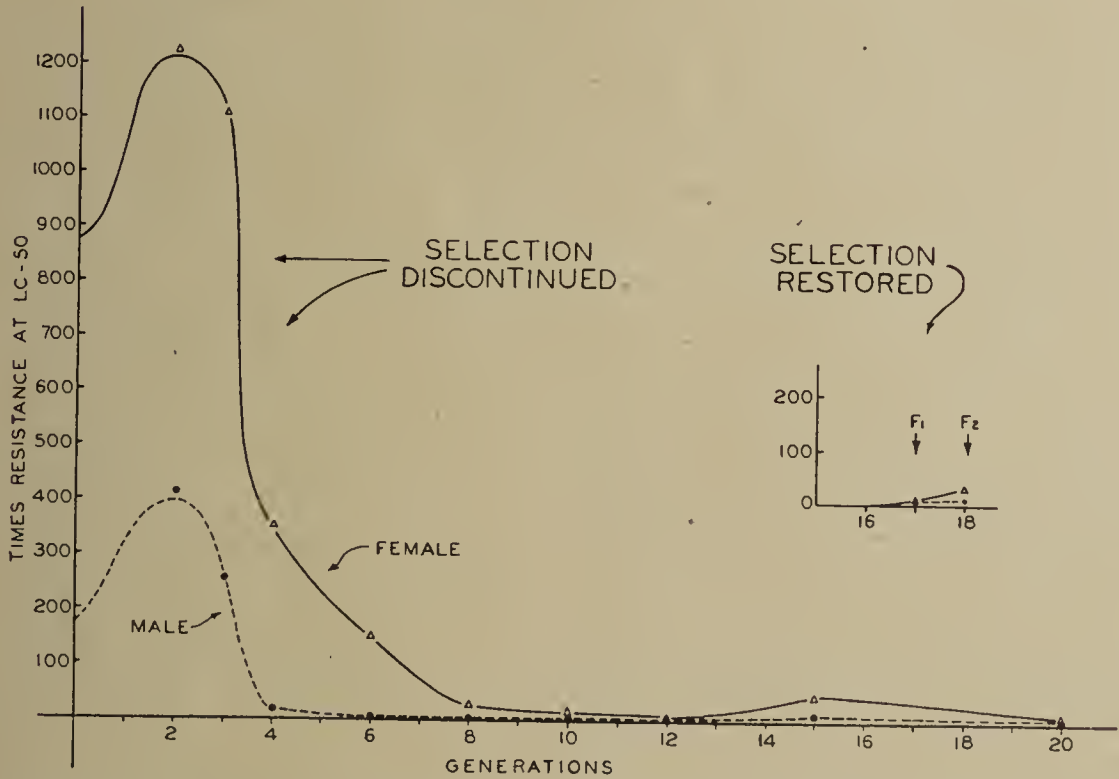


Fig. 2. Response of a DDT-resistant strain of the German cockroach to discontinuance of selection, followed by restoration of selection to DDT.

Regression lines were mathematically fitted to the points (Bliss 1935). Ordinarily four or five points were used to establish each line, and at each concentration the tests were usually replicated from three to five times.

Results and Discussion

In tables 1 and 2 values are presented for the slopes of the regression lines, and for the 50 and 90 per cent mortality points. In the case of the chlordane-resistant strain, the values obtained for the strain started in 1954 are indicated separately from those obtained for the 1955 strain. The orders of resistance following discontinuance and restoration of selection are shown graphically in figures 1 and 2. The values for times resistance in figure 1 were determined from the average LC-50 values of normal and chlordane-resistant strains when two values were available.

Table 1.

Regression line statistics of normal and chlordane-resistant strains of the German cockroach based upon mortality at the end of 10 days following treatment with chlordane. Exposure to insecticide in one chlordane-resistant strain discontinued for 25 generations, and in another one for 18 generations. Selection restored in twenty-second generation¹

Strain	Sex	"b" values	Mortality (Ml./Liter)	
			LC-50	LC-90
V. P. I. Normal	M	4.87 (1.75)	0.0034 (0.004)	0.0063 (0.021)
	F	3.25 (2.40)	0.0157 (0.012)	0.039 (0.040)
Clordane Resistant	M	1.68 (1.84)	0.37 (0.33)	2.10 (1.63)
	F	2.89 (2.70)	4.65 (3.90)	13.00 ² (>10.00)
Selection Discontinued, F ₃	M	(3.33)	(0.87)	(2.10)
	F	(2.72)	(4.80)	(14.00)
Selection Discontinued, F ₄	M	(2.80)	(0.82)	(2.35)
	F	(2.33)	(3.35)	(11.50)
Selection Discontinued, F ₅	M	(3.83)	(0.69)	(1.50)
	F	1.23 (1.47)	3.50 (3.40)	37.00 ² (26.00)
Selection Discontinued, F ₇	M	2.00 (2.67)	0.30 (0.89)	1.30 (2.70)
	F	1.30 (2.54)	0.92 (2.86)	8.80 (9.20)
Selection Discontinued, F ₉	M	2.10 (2.69)	0.15 (0.83)	0.62 (2.50)
	F	1.88	0.49 (4.35)	2.20 (20.00)
Selection Discontinued, F ₁₁	M	1.94 (3.56)	0.13 (0.33)	0.58 (0.75)
	F	2.19 (1.96)	0.37 (1.57)	1.40 (7.00)
Selection Discontinued, F ₁₃	M	1.65 (1.05)	0.15 (0.88)	0.87 (14.00) ²
	F	1.39 (2.21)	0.54 (1.45)	4.50 (5.40)
Selection Discontinued, F ₁₄	M	1.29 (0.86)	0.17 (0.35)	1.65 (11.00) ²
	F	1.22 (2.39)	0.60 (1.20)	6.60 (4.10)
Selection Discontinued, F ₁₆	M	0.85	0.085	2.50
	F	1.42	0.47	3.80
Selection Discontinued, F ₁₈	M	1.60 (0.96)	0.094 (0.07)	0.59 (1.55)
	F	1.43 (1.15)	0.360 (0.22)	2.90 (2.70)
Selection Discontinued, F ₂₂	M	0.86	0.087	2.70
	F	0.86	0.175	5.30
Selection Discontinued, F ₂₅	M	2.32	0.073	0.26
	F	0.98	0.160	3.00
Selection Restored, F ₁	M	—	>1.00	<2.00
	F	3.16	3.26	8.30
Selection Restored, F ₂	M	6.19	0.87	1.40
	F	3.31	1.62	4.00

¹ Values outside of parentheses for selection-discontinued strain started in 1954; those inside parentheses for strain started in 1955.

² Theoretical values based upon extrapolation beyond actual data.

Table 2.

Regression line statistics of normal and DDT-resistant strains of the German cockroach based upon mortality at the end of six days following treatment with DDT. Exposure to insecticide in latter strain discontinued for 20 generations. Selection restored in sixteenth generation

Strain	Sex	"b" Value	Mortality (Gm./Liter)	
			LC-50	LC-90
V. P. I. Normal	M	3.29	0.014	0.034
	F	3.03	0.029	0.077
DDT Resistant	M	1.51	2.50	17.60
	F	1.83	24.50	124.00
Selection Discontinued, F ₂	M	1.62	5.80	37.00
	F	2.02	35.50	150.00
Selection Discontinued, F ₃	M	1.55	3.60	24.00
	F	1.53	31.00	210.00 ¹
Selection Discontinued, F ₄	M	1.03	0.25	4.50
	F	0.74	9.80	450.00 ¹
Selection Discontinued, F ₆	M	0.87	0.045	12.50
	F	1.34	4.20	37.5
Selection Discontinued, F ₈	M	1.70	0.046	0.26
	F	0.70	0.74	43.00 ¹
Selection Discontinued, F ₁₀	M	2.50	0.043	0.14
	F	0.49	0.43	—
Selection Discontinued, F ₁₂	M	2.94	0.044	0.12
	F	0.83	0.120	3.90
Selection Discontinued, F ₁₅	M	2.74	0.170	0.49
	F	1.20	1.20	13.60 ¹
Selection Discontinued, F ₂₀	M	1.98	0.069	0.31
	F	1.75	0.325	1.80
Selection Restored, F ₁	M	3.61	0.11	0.24
	F	1.49	0.28	2.00
Selection Restored, F ₂	M	4.06	0.15	0.31
	F	1.22	0.84	8.90

¹ Theoretical value based upon extrapolation beyond actual data.

There was an apparent rise in resistance in both DDT- and chlordane-resistant strains immediately following release of selection pressure. A similar response was obtained in a lindane-resistant strain (Grayson unpublished). This phenomenon has not been investigated but perhaps it could be attributable to some form of extra vigor arising from recombinations of genes permitted by relaxation of selection pressure.

A rather striking difference in resistance to DDT and to chlordane in the German cockroach is evident from the standpoints of stability of resistance, level to which resistance declines, and speed of restoration of resistance. Loss of resistance in the chlordane-resistant strain was gradual, with 20 and 12 times remaining in the males and females, respectively, after 25 generations of no selection; whereas the males in the DDT-resistant strain were only 3 times resistant after 6 generations, and the females 4 times resistant after 12 generations of no selection. After selection pressure was restored for two consecutive generations, the males and females in the chlordane strain were found to be 235 and 118 times resistant, respectively; while those in the DDT strain were only 10 and 29 times resistant. These phenomena could be explained by the assumption that resistance to DDT is attributable to a single, recessive factor; and that resistance to chlordane is transmitted by a factor showing no dominance. Recent results obtained by Cochran (unpublished) would indicate that resistance to

DDT is transmitted by a single, recessive factor. Jarvis et al. (1957) obtained results indicating no dominance, or slight dominance, in the factor or factors responsible for chlordane resistance.

REFERENCES CITED

- BARBER, G. W. and SCHMITT, J. B., 1949. Further studies on resistance to DDT in the housefly. *Jour. Econ. Ent.* 42: 287—292. — BLISS, C. I., 1935. The calculation of the dosage-mortality curve, *Ann. Appl. Biol.* 22: 134—167. — BRUCE, W. N., 1949. Latest report on fly control. *Pest Control* 17: 7, 28. — BRUCE, W. N. and DECKER, G. C., 1950. House-fly tolerance for insecticides. *Soap* 26: 122—125, 145—147. — COCHRAN, D. G., Unpublished data. — FISK, F. W. and ISERT, J. A., 1953. Comparative toxicities of certain organic insecticides to resistant and non-resistant strains of the German cockroach, *Blattella germanica* (L.). *Jour. Econ. Ent.* 46: 1059—1062. — GRAYSON, J. M., 1951. Response of the German cockroach to sublethal concentrations of DDT and benzene hexachloride. *Jour. Econ. Ent.* 44: 315—317. — GRAYSON, J. M., 1953. Effects on the German cockroach of twelve generations of selection for survival to treatments with DDT and benzene hexachloride. *Jour. Econ. Ent.* 46: 124—127. — GRAYSON, J. M., 1954. Differences between a resistant and non-resistant strain of the German cockroach. *Jour. Econ. Ent.* 47: 253—256. — GRAYSON, J. M., 1957. Genetical and biological studies of resistance in the German cockroach and the large milkweed bug. *Proceedings of the IVth International Congress of Crop Protection, Hamburg, 1957, Vol. 2 (Braunschweig 1960), pp. 1311—1314.* — GRAYSON, J. M., 1958. Polyfactorial and cytoplasmic inheritance of insecticide resistance in cockroaches. *Proceedings of PASB/WHO Seminar on Susceptibility of Insects to Insecticides.* — GRAYSON, J. M., Unpublished data. — HARRISON, C. M., 1950. DDT-resistant houseflies. *Ann. Appl. Biol.* 37: 306—309. — HARRISON, C. M., 1952. DDT resistance in an Italian strain of *Musca domestica*. *Bull. Ent. Res.* 42: 761—768. — JARVIS, F. E., GRAYSON, J. M. and LEVITAN, M., 1957. Further evidence for autosomal, multiple-factor inheritance of chlordane resistance in the German cockroach. *Jour. Econ. Ent.* 50: 185—187. — KEIDING, J., 1958. The relation between resistance to insecticides and the effect of cetyl bromacetate in Danish strains of *Musca domestica* L. *Indian Jour. Malar.* 12: 453—468. — KEIDING, J., 1959. House-fly control and resistance to insecticides on Danish farms. *Ann. Appl. Biol.* 47: 612—618. — KING, W. V., 1950. DDT-resistant houseflies and mosquitoes. *Jour. Econ. Ent.* 43: 527—532. — LINDGREN, D. L. and DICKSON, R. C., 1945. Repeated fumigation with HCN and the development of resistance in the California red scale. *Jour. Econ. Ent.* 38: 296—299. — MARCH, R. B., 1952. Summary of research on insects resistant to insecticides. *Bull. Nat. Res. Council.* 219: 45—53. — NORTON, R. L., 1953. Inheritance of DDT in the housefly. *Contr. Boyce-Thompson Inst.* 17, 105—126. — PEFFLY, R. L. and SHAWARBY, A. A., 1956. The loss and redevelopment of insecticide resistance in Egyptian houseflies. *Amer. Jour. Trop. Med. Hyg.* 5, 183—89. — PERRY, A. S. and HOSKINS, W. M., 1951a. Synergistic action with DDT toward resistant houseflies. *Jour. Econ. Ent.* 44, 839—850. — PERRY, A. S. and HOSKINS, W. M., 1951b. Detoxication of DDT as a factor in the resistance of houseflies. *Jour. Econ. Ent.* 44, 850—857. — PIMENTEL, D., SCHWARDT, H. H. and DEWEY, J. E., 1953. Development and loss of insecticide resistance in the housefly. *Jour. Econ. Ent.* 46, 295—298. — SOKAL, R. R. and HUNTER, P. E., 1955. A morphometric analysis of DDT-resistant and non-resistant housefly strains. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 48, 499—507.

DISCUSSION

H. C. CHIANG: Is there any evidence of a behavioristic type of resistance in cockroaches to Chlordane?

GRAYSON: Yes. But our laboratory is not working on this aspect.

H. C. CHIANG: Since behavioristic type might be introduced in the field population, would not the resistance retain for somewhat a longer time than what was shown in your laboratory study?

GRAYSON: Yes.

MICROMIGRATIONS D'INSECTES DANS LES PLAGES ET DUNES DU LITTORALE DE VENISE

A. GIORDANI SOIKA

Museo Civico Storia Naturale — Venise

Les plages de sable fin ont des microclimats très différents d'un biotope à l'autre, surtout en ce qui concerne la température du sable. Dans les plages de Venise la température du sol, en surface, peut atteindre et dépasser les 60° le jour, et subir une baisse de 20°—30° la nuit.

Cette température, si élevée, n'est pas supportée par la plupart des insectes et, chez nous, seulement l'Asilide *Stichopogon kertészii* Bezzi passe la journée posé sur la surface du sol, même dans les heures les plus chaudes.

Les autres utilisent les trois possibilités qu'ils ont d'échapper à cette chaleur, et on peut observer deux fois par jour des micromigrations régulières d'un biotope à l'autre.

Le *Hecamede albicans* (Meig.) Ephydride, bien connu comme habitant le bord de la mer dans toute l'Europe et l'Afrique septentrionale, vit, en effet, pendant le jour sur le sable humide, tout près de la mer. Mais le soir, vers 19^h, de Juin aux premiers jours de Septembre, il abandonne ce biotope pour aller de 40 à 100 m. à l'intérieur, parmi les dunes, versant occidental encore touché par le soleil. Une heure après, ou un peu plus, selon la saison et la lumière, il s'enfonce sous le sol jusqu'à une profondeur de 3—5 cm.

Le matin, il sort vers 5^h et une demi-heure après il retourne près de la mer.

Voici les données de température relatives à ces migrations:

Lido Jesolo, 28-29-VI-1959

	19 ^h 30		20 ^h 00		20 ^h 30	
	1) ¹⁾	2) ²⁾	1) ¹⁾	2) ²⁾	1) ¹⁾	2) ²⁾
air 50 cm	23,6	25,0	22,8	21,5	22,6	22,9
1 cm	24,1	26,1	23,5	21,8	23,0	22,9
sable surf.	24,8	26,4	24,0	25,4	24,0	25,2
—1 cm	25,2	28,0	24,6	25,9	24,5	25,5
—5 cm	26,4	29,2	25,7	28,2	25,7	28,0
	4 ^h 30		5 ^h 00		5 ^h 30	
	1) ¹⁾	2) ²⁾	1) ¹⁾	2) ²⁾	1) ¹⁾	2) ²⁾
air 50 cm	19,6	18,6	19,8	19,0	20,6	18,2
1 cm	19,0	18,4	19,7	18,8	20,5	18,4
sable surf.	18,9	18,5	18,5	18,6	20,1	19,0
—1 cm	19,5	19,4	19,5	19,4	20,2	19,5
—5 cm	21,8	20,5	21,8	20,5	21,6	20,6

1) Sable humide près de la mer.

2) Dune, env. 60 m de la mer.

Un Cloripide, l'*Eutropha fulvifrons* (Hal.), passe toute la journée, en été, sur les tiges et feuilles de *Cakile maritima* ou *Ammophila arenaria*, mais le soir il descend à la surface du sol, quand sa température n'est pas supérieure à 26° env. La nuit il s'enfonce sous

le sable, comme l'*Hecamede*, et le matin on le retrouve sur le sable, à 5^h jusqu'à 6^h, avant qu'il se rende encore sur les plantes.

La plupart des coléoptères passent les heures chaudes sous le sable et ne sortent que le soir pour retourner sous le sol pendant la nuit. En particulier, en Juin et Juillet, le *Mecynotarsus serricornis* (Panz.) sort à la surface vers 18^h et l'*Asidus moreli* (Muls.) presque exactement de 20^h à 20^h30: l'accouplement se vérifie presque immédiatement, car les femelles sont très rares.

Il est à signaler aussi que l'*Hecamede albicans* en automne, hiver et débout du printemps vit toujours dans la région des dunes et jamais près de la mer; cela montre que les migrations sont en rapport direct avec la température du milieu.

INSECT SUCCESSION IN THE "BIRCH-BRACKET FUNGUS", POLYPORUS BETULINUS

KITTY PAVIOUR-SMITH

Bureau of Animal Population, Oxford University, England

Scheerpeltz and Höfler (1948) described five stages through which the fruiting-bodies of fungi pass from growth to final decay, a classification intended for short-lived and rapidly decaying, soft, ground fungi of the gill-bearing Family Agaricaceae. My account concern only fungi of the wood-inhabiting, pore-bearing Family Polyporaceae, most species of which have fruiting-bodies that exist as habitats for a much longer period.

The fundamental distinction that true fungus insects make is between living and dead fruiting-bodies¹, in whatever situation they occur. The fruiting-bodies (hereafter called "fungi") of some species of Polyporaceae live for only two or three weeks and only certain *Diptera* have enough time to complete their larval development during the live stage; but in fungus species which live longer, *Coleoptera* also may use this stage of the fungi for breeding. Ecologically, the most important insects in the dead stage are *Coleoptera*.

Superimposed on this basic pattern of succession are complications such as those caused by weather and exposure of the site. As Woodroffe (1953) found for birds' nests, the "dry" succession is the one typical of this "general system" habitat (in Elton and Miller's, 1954, sense), and therefore it is best to choose fungi situated where they are not likely to be wet for much of the time.

The fungus species chosen for detailed study was the very common and abundant *Polyporus betulinus* (Bull.) Fr. which grows in Great Britain on both *Betula verrucosa* Ehrh. and *B. pubescens* Ehrh. The fungi grow in early autumn, live for about six months, die in the spring and remain dead on the tree for up to three years.

Methods: Ten autumn-1956-grown fungi were selected at 0.5 m. to 6.4 m. from the ground on two trees and a log in Wytham Woods, Berkshire. Every five weeks for 19 months from November, 1956, onwards a sample was cut at first from all and then from some of these fungi. The length of the study was limited by the size of the fungi, so that further information on succession and population growth of the insects was gained by sampling as well, from June, 1957, onwards, two fungi a year older from one of these trees. If a fungus is considered to be

¹ If a living fruiting-body is enclosed overnight in a polythene bag, there will, next day, be a smell of acetaldehyde (like apples) produced as a by-product of anaerobic respiration, and the insects, especially fly larvae, will probably be dead. If the fungus is dead, this characteristic smell is absent and the insect inhabitants may live for months.

roughly semicircular in shape, the samples were sectors with 1—2 cm. arcs at the edge and radii reaching almost to the base of the fungus. Each sample was placed in a numbered polythene bag and the whole into a thermos flask of solid CO₂ so that the animals were rapidly frozen into position in the fungus. The freshly exposed surface of the fungus was sealed with a colourless lacquer (Vinalak 5917) which sets so quickly that it does not penetrate the fungus and kill the animals inside. Therefore, loss of animals from, and colonization of, the newly exposed surface were prevented. In the laboratory, a modified version of Haarlov and Weis-Fogh's (1952—53) method for studying the undisturbed texture of soils was employed for examination of the samples. They were thawed out and the animals fixed over hot formalin, the newly cut surface was photographed, the radius (x), arc (b) and greatest height (y) of the samples were

measured and the hymenial surface area $\left(\frac{b \times x}{2}\right)$ and total volume² $\left(\frac{1}{4} \text{ by } \sqrt{x^2 - \frac{1}{4} b^2}\right)$ calculated. The samples were then embedded in 2% agar, stored in 70% alcohol and hardened in 90% alcohol for 24 hours, sectioned with a hand razor, examined in 70% alcohol and all animals counted. The hymenial surface area was used for the live stage larvae which increased in numbers only by colonization of the hymenial surface. Volume of pileus and hymenium together was used for dead stage animals because, after colonization of the lower surface, beetles (the most important destroyers of the dead fungi) increased by breeding in the fungus and all stages lived there.

Results: I found (Paviour-Smith, 1959, unpublished thesis) that, out of 121 samples taken, never in any one of these 12 fungi were more than 32 species of animals found, and that on no single occasion were more than 14 species found together at once.

Table 1 gives the condensed results for the six groups of insects which actually burrowed into and ate the 10 1956-grown fungi.

There was a simple succession of insects in the fungi. Mycetophilid fly larvae and *Tetratoma fungorum* F. (Col. Melandryidae) larvae occupied the living fungi³. In the spring (March-April) the fungi died and these larvae almost vanished. At this time the hymenia of 4/10 fungi were attacked by the encrusting Pyrenomycete fungus, *Hymenomyces aurantius* (Pers.) Tul. (identified by Dr. H. J. Hudson). *Cis bilamellatus* Fowler (Col. Ciidae) adults appeared too and were breeding by April in 7/10 of the dead fungi. Paedogenetic Cecidomyiid fly larvae also appeared then. These and the larvae of higher *Diptera* (also present in the dead fungi) played very little part in the destruction of the fungi. Other Ciid beetles (*Cis bidentatus* (Oliv.), *Ennearthron cornutum* (Gyll.) and a single *Cis fagi* Walth adult) of the same ecological group (Paviour-Smith, 1960) appeared later and the first two species bred in very small numbers.

The data for the two 1955-grown fungi have not been given in the table but will be published later with the details of the *Cis bilamellatus* population. In these, *C. bilamellatus* remained the most abundant insect in the second year; other Ciidae bred in small numbers; paedogenetic Cecidomyiid larvae occurred in only 2/8 samples in only one fungus, and other fly larvae in both fungi in only 3/15 samples.

Therefore, only two species, both beetles, were abundant and important in destroying the fruiting-bodies of *Polyporus betulinus* on these trees: in the live stage, *Tetratoma fungorum* (only one generation annually) whose adults feed at night on the surface of the fungi and whose larvae burrow into the hymenia; and in the dead stage, *Cis bilamellatus* (several generations annually) all stages of whose life history take place within the fungi and breeding in the fungi for more than one year. This pattern holds widely over southern Britain.

Evidence is now accumulating for similar successions of flies and beetles in other species of Polyporaceae.

² Equation from Dr. P. H. Leslie, statistician, Bureau of Animal Population, Oxford.

³ Nematodes were found in the hymenial tubes of 9/10 of these living fungi.

Table 1.

The true fungus-eating insects in samples of 10 *Polyporus betulinus* fruiting-bodies on two birch trees and a log in Wytham Woods, Berkshire, England.

Explanation: 1) Live stage insects (larvae of Mycetophilidae and *Tetratoma fungorum*) in numbers per 10 sq. cm. of hymenial surface; dead stage insects (paedogenetic Cecidomyiid and other fly larvae and all stages of Ciid beetles) in numbers per 10 cc. of fruiting-body; 2) Numbers given to nearest unit but those less than 0.5 shown thus*; 3) Sample taken but no animals present = 0; 4) Samples were taken from all fungi up to, and including, 22. V. 57. After that, no sample taken shown by a dash (—); 5) The sample of Fungus 8 on 4. IX. 57 was not measured so that *Cis bilamellatus* is only “present”. 6) The fungi are arranged according to height from ground; 7) Apart from the results for Mycetophilid larvae (where the heights are given), if no animals of the group were found in a fungus, the fungus is omitted for that group.

Autumn — 1956 — grown <i>Polyporus betulinus</i> . Mycetophilid eggs and larvae, 2 spp.	1956			1957										1958				
	26. 11.	31. 12.		6. 2.	13. 3.	17. 4.	22. 5.	26. 6.	31. 7.	4. 9.	9. 10.	13. 11.	18. 12.	22. 1.	26. 2.	2. 4.	7. 5.	11. 6.
Log by Tree 98.																		
Fungus 10 (0.5 m = 1 ½ ft)	1	10		5	141	2	1											
1 (1.7 m = 5 ½ ft)	18	1		0	2													
2 (2.8 m = 9 ft)	3																	
3 (3.5 m = 11 ½ ft)	3	0		0	1													
4 (3.5 m = 11 ½ ft)	17	5																
5 (4.0 m = 13 ft)	9	1																
6 (5.5 m = 18 ft)	0																	
7 (5.8 m = 19 ft)	1																	
8 (6.1 m = 20 ft)	*																	
9 (6.4 m = 21 ft)	2																	
<i>Tetratoma fungorum</i> larvae, all instars																		
Log by Tree 98.																		
Fungus 10	2	1		2	2	0	1											
1	21	57		73	73	1	*											
2	45	91		75	16													
3	13	43		31	19	1	1											
4	19	86		52	2													
5	30	163		78	3													
6	15	33		63	38	13												
7	4	34		74	14													
8	4	6		28	8													
9	2	4		10														
<i>Cis bilamellatus</i> , eggs, larvae, pupae, adults																		
Log by Tree 98.																		
Fungus 10						1	1	12	—	11	—	2	—	2	—	—	0	—

[illegible]

Acknowledgements

I wish to thank D. A. KEMPSON for his help in the field, and C. S. ELTON and H. N. SOUTHERN for reading and criticising the manuscript.

REFERENCES

- ELTON, C. S. & MILLER, R. S. (1954). The ecological survey of animal communities: with a practical system of classifying habitats by structural characters. *J. Ecol.* 42, 460—496. — HAARLØV, N. & WEIS-FOGH, T. (1952—53). A microscopical technique for studying the undisturbed texture of soils. *Oikos* 4, 44—57. — PAVIOUR-SMITH, K. (1959). The ecology of the fauna associated with macrofungi growing on dead and decaying trees. Unpublished thesis in Bureau of Animal Population Library, Oxford, England. — PAVIOUR-SMITH, K. (1960). The fruiting-bodies of macrofungi as habitats for beetles of the Family Ciidae (Coleoptera). *Oikos* 11, 43—71. — SCHEERPELTZ, O. & HÖFLER, K. (1948). Käfer und Pilze. Wien. — WOODROFFE, G. E. (1953). An ecological study of the insects and mites in the nests of certain birds in Britain. *Bull. ent. Res.* 44, 739—772.

Index zu Band I

ABRAHÁM A.: Histological, histochemical and cytological investigations on the central nervous system of some insects	391
AGENJO R.: La Individualizacion del VIII y IX Uroesternitos en las ♀♀ de <i>Orgyia gonostigma</i> y <i>O. aurolimbata</i> Gn., y de los mismos Uroescleritos en la de <i>Lymantria monacha</i>	148
AGENJO R.: Un nuevo <i>Mesophleps</i> (Hb., 1818) Español	150
ALBRECHT F. O. et BLACKITH R. E.: Retentissement du groupement des parents sur le phenotype des descendants F1 chez les Acridiens migrants	727
ALEXANDER Richard D.: Rudimentary social behaviour in Crickets	585
ANDERSON W. H.: Progress towards a classification of the Rhynchophora, based on larval characters	119
ARNOLDI K. V.: Forest-Steppe zone as an important zoogeographical unit	454
AUBERT Jacques-F.: Variabilité des Ichneumonoides en fonction de la biologie ou de la répartition géographique, et difficultés que présente leur détermination	224
AUCLAIR J. L. and MALTAIS J. B.: The nitrogen economy of the pea aphid, <i>Acyrtosiphon pisum</i> (Harr.), on susceptible and resistant varieties of peas, <i>Pisum sativum</i> L.	740
AUCLAIR J. L.: Comparative effects of fasting periods, and of rearing periods on resistant and susceptible pea varieties (<i>Pisum sativum</i> L.) on the growth, reproduction and excretion of the pea aphid, <i>Acyrtosiphon pisum</i> (Harr.)	743
BACCETTI Baccio: Die Dolichopodiden Italiens	70
BACCETTI Baccio: Cariologia di popolazioni partenogenetiche e bisessuate di <i>Troglophilus cavicola</i> Koll.	418
BACCETTI Baccio: I tubi mapighiani della femmina adulta dei Diaspini	752
BACHMANN F.: Beitrag zur Systematik und Biologie einiger Deckelschildläuse	70
BAKKER K.: Speed of growth and the outcome of competition for food between larvae of two strains of <i>Drosophila melanogaster</i>	775
BALDWIN W. F.: Latent radiation damage and mitosis in insect cells	422
BECKER-MIGDISOVA E. E.: Die Archescytinidae als vermutliche Vorfahren der Blattläuse	298
BERG C. O.: Biology of snail-killing Sciomyzidae of North America and Europe	197
BERGERARD J.: Intersexualité expérimentale chez <i>Carausius morosus</i>	719
BERNARD J., BOISTEL J. et HAMON M.: Modifications de l'activité électrique de la fibre nerveuse d'insecte sous l'effet de variations de température	639
BERNARDI G.: Note sur un cas d'entités parapatriques chez les Pieridae	121
BESS H. A., HARAMOTO F. H. and HINCKLEY A. D.: Population dynamics of <i>Dacus dorsalis</i> Hendel and of its principal parasite, <i>Opius cophilus</i> Fullaway	772
BETREM J. G.: Bemerkungen über die paläarktischen Scoliden	247
BEYR Jaroslav: Ein Beitrag zur Kenntnis der morphologischen Variabilität bei <i>Spathius exarator</i> L.	229
BHATNAGAR R. D. S. & REMPEL J. G.: Morphology, physiology and postembryonic development of the male and female copulatory organs of the Black-Widow Spider <i>Latrodectus curacaviensis</i>	413
BIRKET-SMITH S. J. R.: On the ecological influence on the distribution of the tropical insect fauna	455
BOHART R. M.: The art und practice of key-making in Entomology	17
BOISSON Ch.: Quelques Orthopteroides du Mali et leurs Sporozoaires	28
BORCHSENIUS N. S.: Some data on the generic classification of Coccoidea of the family Asterolecaniidae	63
BOURNIER A.: Sur l'existence et l'évolution d'un mycétome au cours de l'embryogenèse de <i>Caudothrips buffai</i> Karny	352
BRINK Per: Die Entwicklung der Spermaübertragung der Odonaten	715
BROCK Friedrich und SCHMIDT Günter: Untersuchungen der biologischen Beziehungen zwischen Orten, Schritten und Momenten bei Jagdspinnen	675
BUCHLI Harro: Les relations entre la colonie maternelle et les jeunes imagos ailés de <i>Reticulitermes lucifugus</i>	625
BUCHLI Harro: Observations préliminaires sur le rythme d'activité et la biologie de <i>Memesia caementaria</i> Latr.	625

- BULANOVA-ZACHVATKINA E. M.: Zur Kenntnis der Oribatiden-Fauna der Sowjet-Union 268
- BURLA H. and GREUTER M.: Orientierungsversuche mit *Drosophila obscura* und *Drosophila subobscura* 597
- BURTT E. T. and CATTON W. T.: Is the mosaic theory of insect vision true? 670
- BYERS George W.: Biology and Classification of *Chionea* 188
- BYTINSKI-SALZ H.: The Ethiopian element in the insect fauna of Israel 457
- CALLAHAN Philip S.: A morphological study of spermatophore placement and mating in the subfamily Plusiinae 339
- CANCELA DA FONSECA J. P.: De l'évolution dans les insectes. Essai critique 14
- CARAYON Jacques: La viviparité chez les Hétéroptères 711
- CARVALHO DE MELO J. Candido: Neotropical Miridae 70
- CLARKE J. F. G.: The correlation between habits and structure in certain Microlepidoptera 147
- CLARKE Kenneth U.: Studies on the relationship between metabolism and temperature in *Locusta migratoria* L. and *Schistocerca gregaria* Forsk. 706
- COCHRAN D. G.: The influence of serum albumin on oxidative phosphorylation in mitochondria from cockroach muscle 663
- COIFFAIT H.: Les adaptations des Coléoptères édaphobies 378
- COIFFAIT H.: Etat actuel de nos connaissances sur la Biogéographie de quelques Microstaphylinides édaphobies 512
- COLHOUN E. H.: Properties of insect Acetylcholinesterase 643
- CRAIG G. B., VAN DE HEY R. C. and HICKEY W. A.: The genetic basis for variation in *Aedes aegypti* 432
- CRICHTON M. I.: Observations on the longevity and dispersal of adult Limnephilidae . 366
- DAVIES R. G.: The postembryonic development of the female reproductive system in *Limothrips cerealium* Haliday 361
- DE LATTIN G.: Die Verbreitung des sibirischen Faunenelementes in der Westpaläarktis. 495
- DIAKONOFF A.: Taxonomy of the higher groups of the Tortricioidea 124
- DIRSH V. M.: The new classification of Acridoidea 70
- DOBROVOLSKY B.: Zones and pockets of the greatest damage caused by phytophagous insects 559
- DOWNES J. A.: Feeding and mating, and their interrelationship in the insectivorous Ceratopogoninae 618
- DUPUIS Claude: Rhythme de fécondation et viviparité accidentelle chez les Tachinaires ovipares 220
- EBNER R.: Phasmiden als Insektariumtiere 30
- EHRlich Paul R.: The problem of the control in research in higher systematics . . . 127
- EINDHOVEN G. L. van: Artunterschiede beim Genus *Rhyzoglyphus* 274
- ENGELMANN Franz: Mating behaviour and its hormonal control in an Insect 618
- ERDÖS J.: Beobachtungen über die Insektencönose der *Calamagrostis epigeios* L. . . . 489
- ETCHEVERRY M. and SHENEFELT R. D.: A preliminary study of the genitalia of Chilean *Syrphidae* 207
- EVANS G. O.: A remarkable method of prey transport in the Philanthine Digger Wasps 621
- EVANS J. W.: Factors associated with the possible origin of some of the higher categories of Leafhoppers 43
- EZZAT Y. M.: The American genus *Misericoccus* Ferris is to be considered as represented in Egypt 68
- FELDMAN-MUHSAM B. & HAVIVI Y.: On new excretory glands of Ticks 414
- FRANK Feja und ZIVKOVITCH Vera: Oribatiden einiger Weiden in Jugoslawien . . 271
- FRANZ H.: Die tiergeographischen Verhältnisse Österreichs 450
- FUZEAU-BRAESCH S.: Composition génétique et seuil physiologique en rapport avec un effet de groupe à manifestation pigmentaire chez un insecte Orthoptère 647
- GALLUN Rachel: The effect of low oxygen tension on adult mosquitoes 700
- GETSOVA A. B.: On the elimination of radioactive isotopes (desorption) in some aquatic invertebrates 744
- GHILAROV M. S.: Die zonale Verbreitung der Bodenwirbellosen in den Steppengehölzen 446
- GIORDANI SOIKA A.: Les lignées philétiques des *Eumenes* s. l. du Globe 240

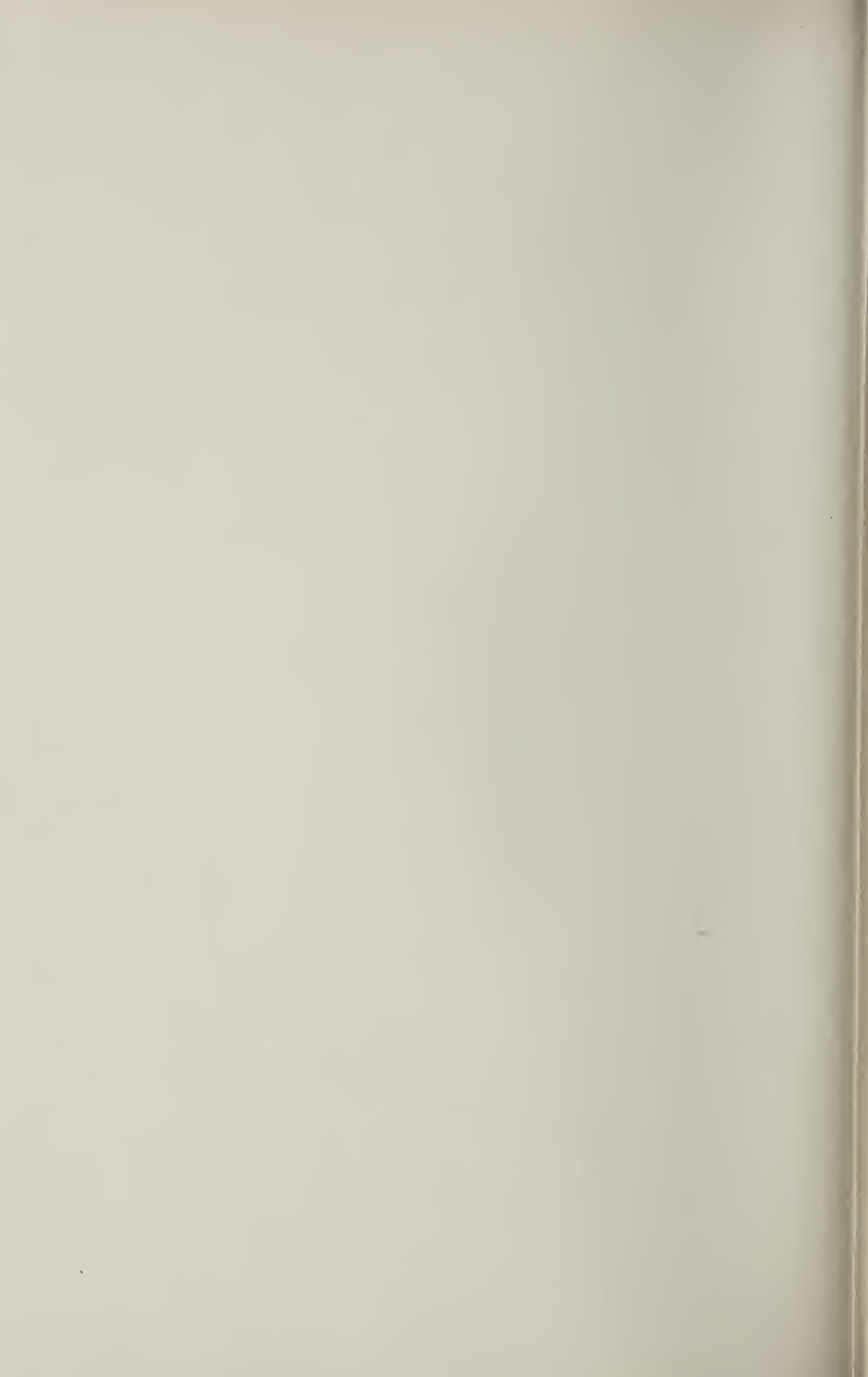
- GIORDANI SOIKA A.: Micromigrations d'insectes dans les plages et dunes du littorale de Venise 791
- GLUMAC Slobodan: Phylogenetical system of the Syrphid-flies based upon the male genitalia structure and the type of the larvae 202
- GÖSSWALD Karl: Untersuchungen zum Paarungs- und Adoptionsverhalten verschiedener *Formica*-Arten 612
- GOUIN François J.: Quelques notions fondamentales en Morphologie animale 319
- GRAYSON James Mcd.: Resistance to DDT and Chlordane in the German Cockroach following discontinuance and restoration of selection 786
- GRENIER Paul et RAGEAU Jean: Simulies de Tahiti 174
- GRESSITT J. Linsley: Zoogeography of Pacific coleoptera 463
- GUAGLIUMI Pietro: Las Langostas en Venezuela 558
- GUIGLIA Delfa: Su due specie di Fabricius appartenenti al Gen. *Meria* Illiger 245
- GUPTA P. D. and THORSTEINSON A. J.: Food plant relationship of the Diamond-Back Moth. Gustation and olfaction in relation to botanical specificity of the larva 734
- HABERMAN Harald: Die Salz- und Pseudosalzkäfer der Küstenzone von Estland 469
- HACKMAN Walter: Über die Dipterenfauna in den Gängen von Feldmäusen 215
- HALL R. E.: The Chironomidae of three chalk streams in Southern England 178
- HAMILTON A. G.: The relationship between the output of carbon dioxide and sexual maturation in two species of locusts as shown by the infra red gas analyser 701
- HARDY Elmo D.: The Diptera of Hawaii 167
- HARTZELL Albert: Insect tissue culture of ovarian sheath of *Samia cynthia* (Drury) pupae 350
- HATCH Melville H.: The introduced element in the Coleoptera fauna of the Canadian and American Pacific Northwest 445
- HEYDEMANN Berndt: Vergleichend-ökologische Populationsanalysen an Micryphantiden von Nordseedeichen 762
- HEYDEMANN Fritz: Die Geometriden-Gattung *Ortholitha* Hbn. als Beispiel einer Evolutionstheorie 127
- HINTON H. E.: Cryptobiosis in a Chironomid larva 650
- HODEK I. and ČERKASOV J.: Three problems in the study of diapause in Coccinellidae 773
- HÖFLER K.: Über Pilzkäfer 120
- HUBBELL Theodore H.: Endemism and speciation in relation to Pleistocene changes in Florida and the Southeastern Coastal Plain 467
- HYLAND K. E.: The zoogeography and phylogeny of nasal mites of the genus *Sternostoma* 558
- ILLIES Joachim: Verbreitungsgeschichte der Plecopteren auf der Südhemisphäre 476
- IONESCU Mihail A.: Recherches cécidologiques dans les rideaux forestiers de protection de « Valul Traian » (Région de Constantza) 486
- IVANOVA Lydia V.: On the chemoreceptors of blood-sucking Culicidae 398
- JOHNSON Phyllis T.: Autogeny in Panamanian *Phlebotomus* sandflies 173
- JUCCI C.: Social behaviour and comparative endocrinology in social insects 585
- KALUGINA N. S.: Die ontogenetischen Veränderungen in der Morphologie der Chironomidenlarven 182
- KAMAL Adel S. and JAMES Maurice T.: Phylogenetic relationships within the family Calliphoridae as suggested by ethological and physiological studies 220
- KARAMAN Zora: Kopulationsapparat des Genus *Thelmatophilus* 71
- KASY Fritz: Bemerkenswerte wärmeliebende Schmetterlingsarten in schon bestehenden und projektierten Naturschutzgebieten im östlichen Österreich 519
- KASZAB Zoltán: Einige Probleme der geographischen Verbreitung der Meloiden 481
- Kawecki Zbigniew: A revision of the species of the genus *Lecanium* Burm. occurring in Poland and the description of *Lecanium slavum* sp. n. 65
- KELNER-PILLAUT S.: Ecologie et répartition géographique d'*Enoicyla pusilla* Burm 500
- KEVAN D., KEITH McE. and BAUERJEE Santosh K.: Taxonomy and distribution of Old World Atractomorphi 23
- KIRCHNER Walter: Jahreszeitliche Veränderungen des Frisch- und Trockengewichtes sowie des Fettgehaltes bei verschiedenen *Formica*-Arten 736
- KLOFT W. und KUNKEL H.: Einblicke in die Speichelausscheidung bei *Myzus ascalonicus* Donc. mit Hilfe der Tracer-Methodik 746
- KLOTS Alexander B.: Zoogeography in the Systematics of North American Crambinae 525

- KNECHTEL Wilhelm K.: Phänologische Forschungen über Thysanopteren 489
- KOBACHIDZE David: Entomofaunistical aspect of Georgian SSR 483
- KOCH C.: Die Dünentenebrioniden der Namibwüste mit besonderer Berücksichtigung ihrer Ökologie (und Physiologie) 655
- KOSTIĆ Ljubica: Einige Bemerkungen über die Chironomidenfauna von Crna Gora (Montenegro), Jugoslawien 543
- KOZŁOWSKI Sławomir: L'embryonisation du développement chez *Dermanyssus gallinae* (Redi) 357
- KOZŁOWSKI Sławomir: Le problème de la tagmisation des Gamasides 359
- KRAUS Otto: Zur Zoogeographie von Zentralamerika 516
- KUKALOWA Jarmila: Paläozoische Insekten in der Tschechoslowakei 292
- KULASH Walter M.: Genitalia of some North American species of *Glyphonyx* . . . 74
- KURENTZOV A. I.: Typen der Relikte der Insektenfauna im Ussuri-Gebiet 493
- KUSNEZOV N.: Zoogeografia de Formicidae en Sud America 509
- LABEYRIE V.: Stimulation de l'ovogenèse de *Diadromus pulchellus* Wsm. provoquée par la présence des cocons de son hôte *Acrolepia assectella* Z. 722
- LA FAZE Lidia: L'autogenia nelle popolazioni del complesso « *Culex pipiens* » nella provincia di Latina 422
- LANDA Vladimir: New findings in the development of the spermatophore of *Melolontha melolontha* L. 355
- LEA Arden O.: Measurements of oxygen consumption of individual *Aedes taeniorhynchus* 696
- LEFKOVITCH L. P.: The taxonomic position of *Laemophloeus raffrayi* Grouvelle . . 78
- LEFKOVITCH L. P.: An experimental and theoretical approach to the age structures of populations of continuously breeding animals 779
- LEGENDRE Roland: Quelques remarques sur l'anatomie des *Archaea* 412
- LHOSTE Jean et ROCHE André: Anatomie comparée des organes transporteurs de champignons chez quelques Scolytoidea 385
- LINDBERG Håkan: Die Insektenwelt der Makaronischen Inseln 448
- LINDROTH Carl H.: Verbindungen und Barrieren in der zirkumpolaren Verbreitung der Insekten 438
- LINSLEY E. Gorton: The role of flower specificity in the evolution of solitary bees . . . 593
- LOEW J.: Untersuchungen über den Einfluß exogener Faktoren auf die Metamorphose von *Ixodides ricinus* 774
- LOHSE Gustav Adolf: Die Bedeutung des Flügeldeckendimorphismus bei *Lesteva* Latr. für die Artsystematik der Omalinen 81
- LÖKEN Astrid: *Bombus consobrinus* Dahlb., an oligolectic bumble bee 598
- LORKOVIĆ Z.: Abstufungen der reproduktiven Isolationsmechanismen in der *Erebia tyndarus*-Gruppe und deren Systematik 134
- LÜSCHER M.: Sozialwirkstoffe bei Termiten 579
- MAINX F.: Ein neuer Geschlechtsbestimmungsmodus und seine populationsgenetische Bedeutung 431
- MANNING F.: A new fossil bee from Baltic Amber 306
- MARCUZZI Giorgio: Water relations in Tenebrionid beetles 694
- MARKS Elizabeth N.: Faunal relationships of some Australian and Papuan Culicidae . 185
- MARTELLI Minos: Sulla terminologia degli stadi postembrionali degli Acari 286
- MARTYNOVA O. M.: Die Kamelhalsfliegen aus dem Perm und Karbon 302
- MASHHOOD S. Alam: Undescribed Encyrtid parasites of Indian Coccids 235
- MASON W. R. M.: Zoogeography of Northern Canada and Alaska 518
- MATEU J.: La répartition en Afrique, des Genres *Mesolestes* Schatzmayr et *Mesolestinus* Mateu 550
- MATSUDA Ryuichi: Some taxonomic problems in Hemiptera-Heteroptera 32
- MATSUDA R.: Evolution of the pleurosternal region of the pterothorax in Insecta . . 327
- MAZOCHIN-PORSHNJAKOV G. A.: Neues über den Mechanismus des Farbensehens der Insekten 667
- MIKŠIĆ René: Die Cerambyciden-Fauna Jugoslawiens 82
- MIKŠIĆ René: Einige Bemerkungen über das Variabilitätsphänomen der Arten der Gattung *Potosia* Muls. 85
- MIKŠIĆ Sonja: La Faune des Orthopteroides de la Yougoslavie 20
- MILBURN Nancy and ROEDER Kenneth D.: Chemical control of efferent activity from the sixth abdominal ganglion of the Cockroach 636
- MISRA A. B. and RAMMOHAN Susarla: The development of the ovary in the female of *Drosicha (Monophlebus) quadricaudatus* Green 333

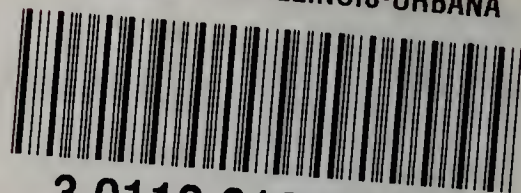
- MÓCZÁR L.: Die Tätigkeit des *Odynerus spiricornis* Spin. 621
- MOLTZE WANG Yu-Hsi: On Millipedes and Centipedes from Taiwan, China 288
- MONASTERO Salvatore: Nuove osservazioni sull'*Opius* trovato in Sicilia 233
- MONTGOMERY B. Elwood: Distribution patterns of New World Odonata 562
- MÜLLER H. J.: Über die Abhängigkeit der Oogenese von *Stenocranus minutus* Fabr. 678
von Dauer und Art der täglichen Beleuchtung
- NIELSEN Anker: Some thoughts on Arthropod phylogeny 13
- NIELSEN H. T. and E. T.: Swarming of mosquitoes 609
- NOIROT Ch.: L'évolution de la faune de Termites des Savanes côtières de Côte d'Ivoire 658
- NOIROT Ch.: Le cycle saisonnier chez les Termites 583
- NONVEILLER Guido: Speziation bei den Rhizotrogini als Folge tageszeitlicher 88
Sonderung
- NONVEILLER Guido: Der Ädäagus-Bau der Rhizotrogini 92
- NOVÁK V. J. A.: Juvenile hormone and morphogenesis 371
- NOVOTNÝ Ivan: The effect of uncoupling agents on the metabolism of insect muscle. . . 660
- OZOLS E.: Die Eigentümlichkeiten der Ichneumonidenfauna in Lettland 527
- PANOUSE Jean B.: Variation avec l'âge des caractères utilisés pour la systématique des 258
Solifuges
- PAPANOV A. A.: The Ontogenetic development of the central nervous system of 387
Antheraea pernyi Guér.
- PAULIAN R. M.: La Biogéographie de l'océan indien occidental 445
- PAVIOUR-SMITH Kitty: Insect succession in the "birch-bracket fungus", *Polyporus* 792
betulinus
- PEARSON R. G.: Late Quaternary Insect Ecology 318
- PETERS Werner: Morphologische Untersuchungen an chemischen Sinnesorganen der 407
Schmeißfliege *Calliphora erythrocephala* Mg.
- PETERSON Alvah: Some techniques used in identifying and recording eggs of Insects 19
- PHIPPS J.: Wandering of Acrididae and its possible significance 608
- PIERRE Franklin: Ecologie et distribution géographique des *Storthocnemis* Karsch. 555
affinités
- PLESKOT Gertrud: Beobachtungen über Diapausen in der Entwicklung der Ephemero- 363
pteren
- POPHAM Edward J.: The feeding habits of *Arixenia* and *Hemimerus* 323
- POSSOMPES B.: Données sur l'autotomie chez les Phasmes 674
- POWNING R. F. and IRZYKIEWICZ H.: Keratinase in Insects 750
- PREVOSTI Antonio: Genetics of quantitative traits in *Drosophila* and microsystematics 436
- PRIGENT J.-P.: Contribution à l'étude du Système Nerveux Central des Homoptères 388
- PRINGLE J. W. S.: The function of the direct flight muscles in the bee 660
- QUATE Harry W.: Zoogeography of some Pacific Diptera 512
- QUATE Laurence W.: Zoogeography of the Psychodidae 168
- RÉAL P.: Influence des combinaisons de température et d'humidité sur les insectes 758
- RETTENMAYER Carl W.: Behaviour, abundance and host specificity of mites found on 610
Neotropical Army Ants
- RICHARD Gaston: Contribution à l'étude ethologique des Odonates 604
- ŘÍHA Pavel: Eine neue Schwimmkäferart aus den Tertiärgeländen Böhmens 308
- ROBERT Adrien: Les Trichoptères des eaux agitées de la rivière du diable 565
- ROBINSON D. M.: The Parasites of Psyllidae 257
- ROCKSTEIN Morris: Factors in insect longevity 772
- ROHDENDORF B. B.: Neue Angaben über das System der Dipteren 153
- ROHDENDORF B. B.: Die Paläoentomologie in der UdSSR 313
- ROTH Paul: Parallélisme et isolement dans le peuplement sphecoïdologique des régions 531
occidentale et orientale de la zone méditerranéenne
- ROTHFELS K. H. and BASRUR P. K.: The interrelations of *Prosimulium hirtipes* (Fries) 435
and allied European and North American species — A salivary gland chromosome study
- RUCKES Herbert, Sr.: The diagnostic value of Trichobothria in Pentatomid taxonomy 35
- SABROSKY Curtis W.: The present status of the systematics of Diptera 159
- SANBORN R. C.: Temperature effects in the central nervous system of *Periplaneta* 638
americana
- SAUL G. B.: Analysis of cross-incompatibility in *Mormoniella* 435

- SCHMIDT Gerhard: Sinnesorgane bei Ameisenlarven 403
- SCHMIDT Gerhard: Die physiologische Bedeutung der Puppenkokons von Ameisen 589
- SCHOELLER Jeanne: Innervation et differentiation de l'antenne chez *Calliphora erythrocephala* Meigen 399
- SCHWEIGER Harald: Die Koleopterenfauna der westanatolischen Hochgebirge und ihre Probleme 496
- SHANAHAN G. J.: Genetics of type 2 insecticide resistance in *Lucilia cuprina* Wied. 432
- SHAROV A. G.: On the system of the Orthopterous insects 295
- SHAROV A. G.: The origin of the order Plecoptera 296
- SHAROVA I. Ch.: Morphoökologische Typen von Carabiden (Larven) 95
- SHORT J. R. T.: The Taxonomy of the Ichneumonoidea from the Standpoint of larval characters 221
- ŠILHAVÝ Vladimir: Die Grundsätze der modernen Weberknechttaxonomie und Revision des bisherigen Systems der Opilioniden 262
- SLATER J. A.: A contribution to our knowledge of the zoogeography of the Lygaeidae 564
- SOKAL Robert R.: Die Grundlagen der numerischen Taxonomie 7
- SOLOMON M. E.: Interaction of a predator and physical factors in the control of a Grain Mite 768
- SOUTHWOOD T. R. E.: The evolution of the insect-host tree relationship — a new approach 651
- STACKELBERG A. A.: Einige charakteristische Eigenheiten der Dipterenfauna des Nordwestens von Europäisch-USSR 505
- STAMMER H. J.: Neue Wege der Insektensystematik 1
- STANČIĆ Jovan et TADIĆ Milorad: Appareils électriques spécialement construits pour la capture des Insectes photophiles et la possibilité de leur plus vaste utilisation 574
- STEFFAN August Wilhelm: Die Artenkreise der Gattung *Sacchiphantes* 57
- STEFFAN August Wilhelm: Phylogenetische Trends in der Gattung *Dryops* 97
- STEJSKAL M.: Parthenogenese der *Galleria mellonella* L. 425
- STRANDTMANN R. W.: The immature stages of the *Ptilonyssus* complex 283
- STUCKENBERG B. R.: Notes on the composition of the Dipterous fauna of Madagaskar 505
- STÜRCKOW Brunhild: Histologische Untersuchungen am labellaren Chemorezeptor von *Calliphora* und *Phormia* 410
- ŠTYS Pavel: Morphology of the abdomen and female ectodermal genitalia of the Trichophorous Heteroptera and bearing on their classification 37
- SUŠEC-MICHIELI Š.: Zum Aufstellen der intraspezifischen Kategorien bei Lepidopteren. 148
- SZÉKESSY V.: Über die Berechtigung der *Stylops*-Arten 116
- SZENT-IVANY J. J. H.: The zoo-geographical factor in economic entomology on Pacific islands with special reference to New Guinea 534
- TADIĆ Milorad D.: Relative humidity of the air as a regulator of the Fall Webworm population 697
- TANNERT W.: Die Flügelgelenkung der Odonata, ein Beispiel phylogenetischer Entwicklungstendenzen 328
- TEICHERT Manfred: Biologie und Brutfürsorgeverhalten von *Copris lunaris* L. 621
- TERTERJAN A. E.: Zur Ökologie der Larven und Puppen einiger in Armenien verbreiteter Tabaniden 192
- THÉODORIDÈS Jean et PIERRE Franklin: Grégaires stylocéphalides et Coléoptères Ténébrionides 568
- TOLEDO PIZA de S. Jr.: Two new species of the genus *Anthocoema* from Argentina 26
- TORRES Belindo Adolfo: Babras *Sonorivox jacobii* y *Acuticephala alipuncta* Torres, pertenecientes a dos generos monotipicos basados en ejemplares hembras. Sus alotipos machos 48
- TORRES Belindo Adolfo: Estudio de las especies *Proarna bergi* Distant, 1892 y *Proarna bufo* Distant, 1905. Su sinonimia 51
- TORRES Belindo Adolfo: Dos especies de Berg practicamente desconocidas, depositadas en el „Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin“. *Proarna montevidensis* y *Proarna uruguayensis* 54
- TOWNES H.: Color convergence in some Nearctic Psammocharid wasps 257
- TREAT Asher E.: Experimental control of ear choice in the Moth Ear Mite 619
- TREHERNE J. E.: The exchange and metabolism of sugars in the central nervous system of *Periplaneta americana* L. 632
- TREMBLAY E.: Beobachtungen über das Schicksal der Richtungskörper und die Endosymbiose bei einigen Cocciden 415
- TSCHEREPANOV A. I.: Ökologische Gruppierungen der Schnellkäfer in Westsibirien 571
- TURNER Neely: Effect of inbreeding and crossbreeding on populations of insects 783

- URBAHN Ernst: Geographische Variabilität im Genitalbau von *Hydraecia Nordstroemi* Horke 142
- UTIDA Syunro: Experimental studies on the interaction between the bean weevils and their parasitic wasps 731
- VAILLANT F.: Quelques Empididae atalantinae. Contribution à l'étude de leur adaptations 193
- VAN DER VECHT J.: Probleme der Verbreitung und geographischen Variation einiger indo-australischer *Eumenes*-Arten 533
- VAN DER VECHT J.: Über Taxonomie und Evolution der Grabwespengattung *Sceliphron* Klug 251
- VENTURI Filippo: Correlazione fra struttura morfologica ed epoca di comparsa annuale degli adulti dei Conopidi europei 217
- VERDIER M.: Sur la transmission du caractère diapause dans une race du Criquet migrateur 644
- VIDANO Carlo: Scoperta della dioecia obligata in *Typhlocyba ficaria* Horvath 46
- VIETTE P.: Les Lépidoptères Rhopalocères de Madagascar. Biogéographie et Répartition. 527
- VILLIERS André: Sur la structure des palpes maxillaires de quelques Disteniinae 382
- VLEUGEL D. A.: Über die Zahl der Individuen in den Nestern der halbsozialen Biene *Halictus calceatus* Scop. und Verwandten in der ersten Generation 586
- VOSS Eduard: An Orchideen lebende Curculioniden 104
- VRydAGH J. M.: La répartition des Bostrychides en Afrique 547
- WALOFF N.: The effects of a changing habitat on the population of a Chrysomelid beetle, *Phytodecta olivacea* (Forster) 767
- WALOFF Z.: Fat content changes in migrating desert locusts 735
- WARNECKE G.: Über recente Arealvergrößerungen bei Macrolepidopteren in Mittel- und Nordeuropa 538
- WATERHOUSE F. L.: The microclimatic zones near leaves and twigs and the postural behaviour of a Geometrid larva 689
- WECKERING R.: Stéréoélectronique de divers composés existant dans le corps d'insectes 657
- WEIRATHER Leo: Fundorte-Geographie — Faunen-Geographie — Oekologie-Faunen 578
- WERNER Floyd G.: The first instar larva of *Epicauta*, subgenus *Gnathospasta* 106
- WERNER Floyd G.: A redefinition of the genus *Acanthinus* as an important element in the Anthicid fauna of the neotropical region 109
- WIGGLESWORTH V. B.: The trachea and tracheols of insects 626
- WIGGLESWORTH V. B.: Nutrition of the central nervous system of the cockroach *Periplaneta americana* L. 630
- WILSON Kent H.: Preliminary generic classification of the family Papilionidae 147
- WOLF B. E. und STRUK Eva: Nachweis des Mendelns von Chromosomen und eines autosomalen Chromatidenstückaustausches bei der Mücke *Phryne cincta* mit Hilfe der Speicheldrüsenanalyse 428
- WOLLEY Tyler A.: A Discussion of some American Oribatei 277
- WOLSKY Alexander: A physiological comparison of two inbred populations of *Drosophila melanogaster* from geographical and climatically different areas 781
- YAGI Nobumasa: On the gravity sense of a Saturnian caterpillar 674
- YAKHONTOV V. V.: Notes on the role of the oviductus communis in the fertilization of insect eggs 346
- YAMAMOTO R. T. and FRAENKEL G.: The physiological basis for the selection of plant for egg-lying in the Tobacco Hornworm *Protoparce sexta* (Johan.) 735
- YOUNG Frank N.: Geographical Variation in the *Tropisternus mexicanus* (Castelnau) complex 112
- ZEUNER F. E.: A Triassic insect fauna from the Molteno beds of South Africa 304
- ZEUNER F. E.: Notes on the evolution of the Rhopalocera 310
- ZIVKOVITCH Vera: La répartition et l'importance des Simulies en Yougoslavie 506
- ZUBERI Habib A.: Etude comparative de la structure du cerveau des Termites 393
- ZVEREVA O. S.: Die Verbreitung der Tendipedidenlarven in den Flüssen des europäischen Nordostens und ihre Bedeutung in der Bio- und Paläogeographie 541



UNIVERSITY OF ILLINOIS-URBANA



3 0112 018253994